Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Alfred Heilbronn

aus Fürth i. B.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1910.

Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Alfred Heilbronn
aus Fürth i. B.

ACAD. LUDWIGSMAX. BIBL.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1910.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder Allgemeine botanische Zeitung.
Band 101, Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548314_0059

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in den folgenden Seiten mitteilen will, nahmen ihren Ausgang von zwei Problemen: einmal war es mir darum zu tun, die seit vielen Jahren schwebende Frage nach der Natur des Asplenium germanicum ihrer Lösung näher zu bringen, zum andern gedachte ich zu untersuchen, ob und inwieweit verschiedene in unseren botanischen Gärten kultivierte Farnformen erblich sind.

Bei beiden Reihen von Untersuchungen ergab sich eine Anzahl interessanter Beobachtungen, welche vor allem die Geschlechtsgeneration verschiedener Farne betrafen.

Einem besonders glücklichen Umstand verdanke ich dabei die Entdeckung einer neuen Form von Cystopteris fragilis, die durch ihr eigentümliches Verhalten wohl weiteres Interesse erwecken dürfte und die ich deshalb auch zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht habe.

Demnach gliedert sich die vorliegende Arbeit in drei Teile, deren erster dem Studium jener merkwürdigen Cystopteris fragilis gewidmet ist, deren zweiter sich mit der Frage der Bastardnatur des Asplenium germanicum beschäftigt und deren dritter die Erblichkeitsverhältnisse verschiedener Farnformen ins Auge faßt neben jeweils einer kurzen Betrachtung ihrer Lebensgeschichte [1]).

I. Cystopteris fragilis Bernhardi forma polyapogama m.

In einer Kultur, in der Sporen von Asplenium Ruta Muraria aus Südtirol (Schlerngebiet) ausgesät waren, entwickelten sich nach einiger Zeit unter den erwarteten Prothallien andere, welche sich schon durch ihren Habitus von denen des Asplenium Ruta Muraria unterschieden. Sie hatten am Rande zahlreiche Drüsenhaare, die zum Teil auf kleinen, lappigen Vorsprüngen des Prothalliums saßen. Außerdem entwickelten sich diese Prothallien im Gegensatze zu den anderen zu stattlicherer Größe. Auffallend waren an ihnen auch die großen Kerne ihrer Zellen, die so deutlich waren, daß man Teilungsfiguren am lebenden Prothallium

1) An dieser Stelle will ich gleich erwähnen, daß ich die Ausdrücke: Form und Varietät fernerhin stets im Darwin'schen Sinne gebrauchen werde.

beobachten konnte. Die Archegonien der Prothallien von Asplenium Ruta Muraria zeigten sich nach einiger Zeit normal befruchtet, während die Prothallien, welche sich später als Cystopteris fragilis zugehörig erwiesen, obgleich sie anscheinend normale Antheridien und Archegonien hervorgebracht hatten, keinerlei Befruchtungserscheinungen zeigten. Die Antheridien entließen anscheinend normale Spermatozoiden, die Archegonien öffneten sich zwar, starben jedoch unbefruchtet ab. Gekeimt waren sämtliche Prothallien Anfang Januar, im März wurden die Prothallien von Cystopteris von den anderen isoliert. Anfang Mai aber erschienen auf diesen Prothallien, und zwar auf der Unterseite, zahlreiche, dicht aneinander gedrängte, rundliche Höcker (Fig. 1), deren

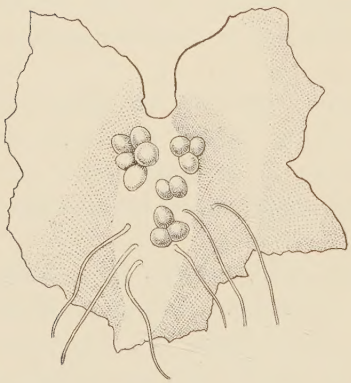

Fig. 1. Cystopteris fragilis f. polyapogama. Prothallium mit 13 Höckern.

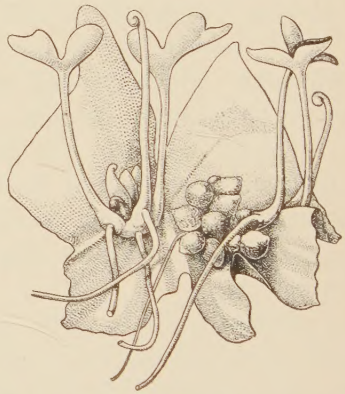

Fig. 2. Cystopteris fragilis f. polyapogama. Prothallium mit 2 Höckergruppen. Beide haben schon Primärblätter entwickelt.

größte einen Durchmesser von 0,8 mm hatten. Nach abermals ungefähr einem Monat entwickelten sich aus diesen Höckern zahlreiche, junge Farnblätter (Fig. 2). Offenbar also stellten die Höcker apogame Gebilde dar, analog denen, die Heim[1]) bei Doodya caudata beobachtet hatte.

Bevor wir uns nun mit dem weiteren Schicksal der Höcker befassen, handelt es sich darum, ihre Entwicklungsgeschichte genauer zu verfolgen.

Zahlreiche Schnitte durch jugendliche Stadien der Höcker lehrten, daß es für deren Entstehung dreierlei Möglichkeiten gibt:

1. unregelmäßige Zellwucherungen treten an beliebigen Stellen des Prothalliums, meist an dem oft verbreiteten Mittelpolster auf und führen zur Höckerbildung;

1) Heim, Untersuchungen über Farn-Prothallien. Flora 1896.

2. umgebildete Antheridien und

3. umgebildete Archegonien werden zu apogamen Höckern.

Die Umwandlung dieser Sexualorgane in solche apogame Gebilde erfolgt nicht in einem sehr frühen Stadium ihrer Entwicklung. Bei den aus Antheridien entstehenden Höckern vollzieht sie sich in folgender Weise (Fig. 3—5): In der Antheridium-Mutterzelle entsteht ganz normal[1]) die

Fig. 3.

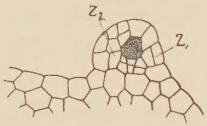

Fig. 4.

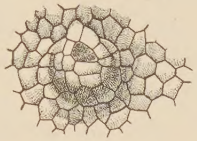

Fig. 5.

Fig. 3. Cystopteris fragilis f. polyapogama. Antheridium in der Umbildung zum Höcker begriffen, Spermatozoiden noch vorhanden.

Fig. 4. Desgleichen. Umgebildetes Antheridium, späteres Stadium; der Inhalt der Trichterzelle desorganisiert bei Z_1 und Z_2 junges Teilungsgewebe.

Fig. 5. Desgleichen. Umgebildetes Antheridium, von oben gesehen.

trichterförmige Wand, welche die Zelle in eine äußere und eine innere teilt; auch die zweite Ringzelle, durch welche die Wandzelle abgeschnitten wird, und selbst die Deckelzelle erscheinen in der Regel in normaler Ausbildung. Nun aber tritt in der eigentlichen Antheridium-

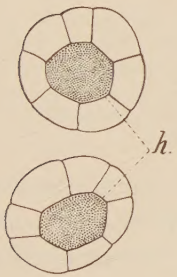

Fig. 6.

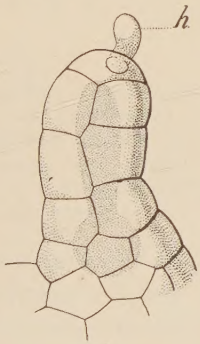

Fig. 7.

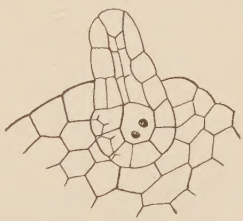

Fig. 8.

Fig. 6. Cystopteris fragilis f. polyapogama. Schnitt durch einen umgebildeten Archegonienhals; Kranzzellen! h = Halskanalzelle.

Fig. 7. In der Umbildung begriffenes Archegonium; das Haar (h) deutet bereits auf die Veränderung hin.

Fig. 8. Archegonium in optischem Längsschnitt. Die Halskanalzellen weisen bereits einige Längsteilungen auf.

Mutterzelle, der inneren Trichterzelle also, eine Wand auf parallel zur Basis. Die untere der so entstandenen Zellen erfährt zahlreiche Längs- und Querteilungen, desgleichen die Wandzelle und auch die Ringzelle,

1) Goebel, Organographie, pag. 393.

welche die Trichterzelle umgibt. Gleichzeitig beginnen auch die unter dem Antheridium gelegenen Prothallienzellen sich lebhaft nach allen Richtungen des Raumes hin zu teilen. Die Trichterzelle selbst bleibt meist von all diesen Teilungen unberührt; in der Regel wird ihr Inhalt desorganisiert, doch finden sich zuweilen auch anscheinend normale Spermatozoiden darin, die natürlich absterben, ohne ausschlüpfen zu können.

In den auf solche Weise entstandenen Höckern kommen manchmal vereinzelte Tracheiden vor, jedoch ist deren Auftreten keineswegs immer zu beobachten.

Hat so der Höcker eine Größe von mindestens 0,4—0,5 mm erreicht, so erscheinen an verschiedenen Stellen seiner Oberfläche deutlich charakterisierte, zweischneidige Scheitelzellen. In diesem Stadium sind die aus Antheridien entstandenen Höcker von solchen, die einem Arche-

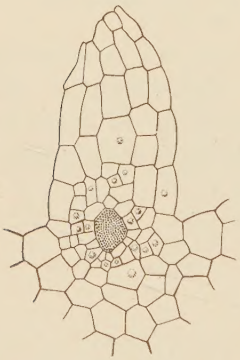

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 9. Umgebildetes Archegonium, Längsschnitt.. Der Hals stark verbreitert, die ehemalige Eizelle desorganisiert, von lebhaft sich teilenden Zellen umgeben.

Fig. 10. Höcker, aus einem Archegonium entstanden. *a* = Oberflächenansicht, *b* = optischer Längsschnitt, das Innere desorganisiert.

gonium entstammen, nicht mehr zu unterscheiden. Auf die Entwicklung der letzteren wollen wir jetzt unser Augenmerk richten, um später wieder auf die beiden Arten von Höckern gemeinsame Weiterentwicklung zurückzukommen (Fig. 6—10).

Bei der Umbildung des Archegoniums sehen wir in der Regel schon gleich nach Entstehung der vier Zellen, aus denen normalerweise sich der Hals entwickelt, eine Abweichung vom gewöhnlichen Schema. In diesen vier Zellen treten nämlich eine unbestimmte Zahl antikliner Wände auf, so daß wir auf einem Querschnitt (Fig. 6) durch ein etwas späteres Stadium die Halskanalzelle von einem einschichtigen Zellkranz umgeben sehen. Ganz wie sonst die Halszellen teilen sich diese „Kranzzellen“ weiter. Innerhalb derselben scheint sich zunächst eine Eizelle und eine Halskanalzelle abzugliedern. Während nun aber die „Kranz-

zellen" und die Basalzellen des Archegoniums üppig weiter wuchern, geht die Eizelle und die Halskanalzelle zugrunde, und man findet statt ihrer auf Längsschnitten durch dieses Stadium des Höckers eine strukturlose, desorganisierte Masse.

Nun treten auch auf diesem Höcker an verschiedenen Stellen der Oberfläche zweischneidige Scheitelzellen auf.

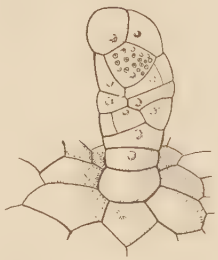

Fig. 11. Antheridium, dessen Basalzelle mehrere Teilungen ausgeführt hat.

Der hier angegebene Modus der Entwicklung ist kein starrer. Nicht selten nehmen die Teilungen einen anderen Verlauf. So ist es beim Antheridium manchmal allein die Basalzelle, welche durch fortgesetzte Teilungen einen Höcker liefert, dem schließlich das Antheridium ganz intakt aufsitzt (Fig. 11); so finden sich halslose eingesenkte Archegonien, und das Wachstum der dasselbe umgebenden peripheren Schicht führt zur Entwicklung apogamer Höcker. Wo endlich solche Höcker an beliebigen Stellen des Prothalliums ohne Beziehung zu Sexualorganen auftreten, da sehen wir diese Bildungen immer eingeleitet durch kreuzweise Teilungen mehrerer,

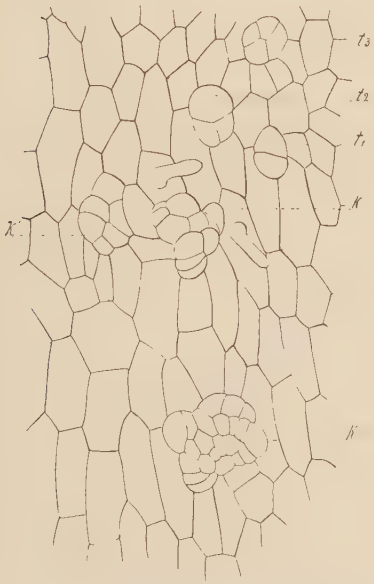

Fig. 12. Unregelmäßige Teilungen im Prothallium, die zur Höckerbildung führen. t_1 erstes Stadium, t_2 zweites Stadium, t_3 drittes, k, k' und k'' ältere Stadien.

Fig. 13. Übersichtsskizze der Lage apogamer Höckergruppen am Prothallium. h = Höckergruppen, a = Antheridien.

nahe nebeneinander liegender Zellen (Fig. 12). Nie bildet sich in diesem

Falle ein einzelner Höcker aus, sondern stets ist das entstehende Gebilde zwei- bis dreiteilig (Fig. 13) und sieht in einem späteren Stadium wie ein Archegonienbauch aus, dem drei Hälse divergierend aufsitzen. Auffallend ist bei diesen Gebilden das kranzförmig angeordnete, zentrale meristematische Gewebe (Fig. 14—15), besonders deshalb, weil es

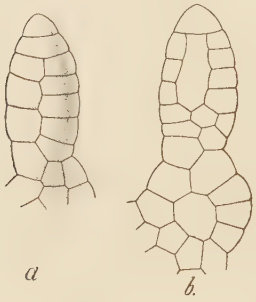

Fig. 14.

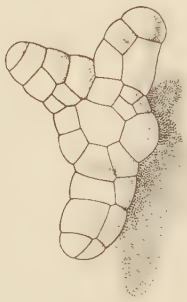

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 14. Umgebildetes Archegonium mit kranzförmiger Basis. *a* = von oben, *b* = im optischen Längsschnitt.
Fig. 15. Dreiteiliger Höcker mit kranzförmigem, zentralem Meristem. Vgl. Fig. 14.
Fig. 16. Scheitelzelle an einem Höcker, von der Seite.

Fig. 17. Fünf Höcker haben gleichzeitig hochorganisierte Primärblätter entwickelt.

sich ja auch häufig da findet, wo ein einzelnes Archegon sich zum apogamen Höcker umbildet.

Bei der weiteren Entwicklung der Höcker beobachten wir folgendes: Mehrere der in größerer Anzahl an jedem solchen Gebilde vorhandenen Scheitelzellen (Fig. 16) entwickeln je ein Primärblatt, und zwar tritt diese Entwicklung bei allen aktiven Scheitelzellen (es finden sich nämlich hie und da auch Scheitelzellen, die ohne Entwicklung wieder zugrunde gehen) eines Höckers ungefähr gleichzeitig auf, so daß nach einiger Zeit das Prothallium

eine ganze Anzahl — bis zu 12 — gleichalteriger und auf gleicher Entwicklungsstufe stehender Primärblätter trägt (Fig. 17). Diese gleichzeitige Entwicklung vieler Primärblätter tritt aber nur dann auf, wenn bei feuchter Kultur den Pflanzen reichlich mineralische Nährstoffe zur Verfügung stehen, während bei trockener Kultur oder bei Kultur auf mit Wasserleitungswasser begossenem Filtrierpapier sich stets nur ein oder zwei Blätter entwickelten. Das gleiche zeigte sich merkwürdigerweise auch bei Kulturen auf Torf, wobei vielleicht vor allem das stets vorhandene Sphagnol und organische Säuren als entwicklungshemmende Substanzen anzusehen sind. Dafür dient zum Beweis, daß solche Filtrierpapierkulturen sich normal verhielten, wenn sie mit von der Crone'scher Nährlösung begossen wurden, daß sie dagegen sich kümmerlich entwickelten, wenn dieser Nährlösung ein gleicher Teil Torfextrakt zugesetzt war.

Beim Vergleich dieser apogamen Primärblätter mit auf sexuellem Weg entstandenen der Normalform von Cystopteris fragilis zeigte es sich, daß diese Blätter schon eine Organisationshöhe besaßen, wie sie die Normalform erst mit dem 6. bis 8. Blatt zu erreichen pflegt; nur an Größe stehen sie weit hinter ihnen zurück. Sie sind nicht größer als normale Primärblätter.

Diese Tatsache scheint mir eine Bestätigung für Goebel's[1]) Ansicht zu sein, welche ja die Primarblätter als Hemmungsbildungen auffaßt. In unserem Fall werden die jungen Blätter durch die in den Höckern als Reservematerial reichlich aufgesparte Stärke sehr gut ernährt. Die Entwicklungshemmung durch unzureichende Ernährung ist also im Vergleich zu einem normalen Prothallium eine sehr geringe, folglich die Gliederung des jungen Blattes eine relativ hohe.

Hatte schließlich ein Primärblatt eine Höhe von 0,3—0,5 cm erlangt, so entwickelte sich an der Basis seines Stieles sekundär der Stammhöcker mit der charakteristischen, dreischneidigen Scheitelzelle, und die weitere Entwicklung der übrigen Blätter nahm vom Stammhöcker aus ihren gewohnten Verlauf.

Dies ist der normale Entwicklungsgang der apogamen Cystopteris-Pflänzchen, und ich möchte diese Form der Apogamie, bei der einerseits auf einem Prothallium mehrere Höcker und andererseits auf jedem Höcker wieder gleichzeitig mehrere junge Pflänzchen entstehen, als Polyapogamie bezeichnen.

Obgleich ich an späteren sporentragenden Wedeln dieser Form von Cystopteris fragilis weder bestimmte morphologische noch anatomische

1) Goebel, Organographie, pag. 131.

Unterschiede gegenüber der gewöhnlichen Cystopteris beobachten konnte, so muß ich doch aus den bisherigen und den später zu erwähnenden Gründen annehmen, daß wir hier eine besondere Rasse vor uns haben. Zum Unterschied von der Normalform möchte ich darum diese Rasse als **Cystopteris fragilis forma polyapogama** bezeichnen.

Ob die Apogamie bei dieser Form erblich ist, konnte ich noch nicht untersuchen, weil die Wedel beim Abschluß dieser Arbeit zum ersten Male reife Sporen trugen; ich habe natürlich auch Vergleichskulturen der normalen Cystopteris fragilis angestellt, und dieselben

Fig. 18. Höcker „zylindrisch" ausgewachsen, mit Adventiv-Prothallien.

Fig. 19. Mehrteiliger Höcker mit fünf Adventiv-Prothallien, P_1 bis P_5.

zeigten ein in keinem Punkte von dem gewöhnlichen Gang der Farnentwicklung abweichendes Verhalten.

Was ich bisher schilderte, war der Normalentwicklungsgang der Prothallien unserer polyapogamen Cystopteris; es ist der Entwicklungsgang, den 70 % der beobachteten Pflänzchen durchmachten. Die übrigen 30 % hatten im Mai wohl auch Höcker hervorgebracht, gleich den anderen, allein auf diesen Höckern entwickelten sich keine Blättchen, sondern die Höcker selbst nahmen eine Zeitlang an Dicke zu, trieben unregelmäßige Auswüchse von annähernd zylindrischer Form, die manchmal eine Länge bis über 3 mm erreichten. So ging es bis Anfang Oktober; um diese Zeit entstanden an den zylindrischen Auswüchsen adventiv neue Prothallien (Fig. 18 u. 19), und zwar ausnahmslos an dem ganzen

beobachteten Material! Diese Prothallien wiesen aber ganz normale Antheridien und Archegonien auf, und merkwürdigerweise entstanden auf einer großen Anzahl von ihnen Embryonen aus befruchteten Eizellen. Daraus entwickelten sich ganz normale Pflänzchen, deren Primärblätter genau die gewöhnliche niedrig entwickelte Hemmungsform darstellten und denen einer normalen Cystopteris fragilis vollständig glichen.

Da die zylindrischen Gebilde, an denen diese Prothallien aufgetreten waren, noch gesund erschienen, schnitt ich sie von ihren Adventiv-Prothallien bzw. von den daran entstandenen jungen Pflänzchen ab und kultivierte sie auf einem sterilisierten Gemisch von Torf und Erde weiter. Sie setzten ihr unregelmäßiges Wachstum fort, ohne noch einmal Adventiv-Prothallien zu bilden.

Da bemerkte ich Mitte April nächsten Jahres, daß an einzelnen dieser Gebilde wiederum apogam junge Blättchen entstanden, ganz wie jene, die ursprünglich an den Höckern der aus den Sporen entstandenen Prothallien sich gebildet hatten. Wiederum trennte ich von den jungen Blättern die noch gesunden Stücke der zylindrischen Körperchen ab und und isolierte sie, um sie weiter zu kultivieren. Die Lebenskraft dieser Gebilde schien nun aber ziemlich erschöpft zu sein, denn im Laufe des Sommers erlagen sämtliche bis auf sieben den Cyanophyceen, welche die Kultur reichlich überwucherten. Die sieben Exemplare, die ich retten konnte, bildeten abermals im Spätherbst Adventiv-Prothallien, auf denen normale Embryonen sich entwickelten; außerdem aber bildeten zwei der entstandenen Adventiv-Prothallien später wieder ihre Sexualorgane zu apogamen Höckergruppen um.

Fig. 20. Prothallium; auf der Oberseite vier sexuell entstandene Primärblätter *S*, auf der Unterseite apogame Höcker *h*.

Ein drittes der Adventiv-Prothallien erzeugte auf der Oberseite normal aus einer Eizelle einen Embryo, und nachdem diese junge Pflanze bereits das dritte Blatt hervorgebracht hatte, trat auf der Unterseite des noch vollständig gesunden Prothalliums eine ganze Anzahl apogamer

Höcker auf neben einigen abortierten und zugrunde gegangenen Archegonien (Fig. 20).

Wir sehen also, daß Cystopteris fragilis forma polyapogama die Fähigkeit hat, sich sowohl sexuell wie apogam fortzupflanzen, wir sehen ferner, daß eine Beziehung besteht zwischen Fortpflanzungsmodus und Jahreszeit, deren tiefere Gründe wahrscheinlich in der Verschiedenheit der Lichtintensität im Sommer und im Winter zu suchen sind.

Die Unterschiede zwischen den Höckerbildungen von Cystopteris fragilis forma polyapogama und denjenigen Gebilden, welche in den sonst beobachteten Fällen (Farlow, de Bary, Heim, Bower, Yamanouchi, Farmer and Digby) die Apogamie einleiteten, sind so große, daß die Frage naheliegt, ob den Höckern vielleicht sonst eine besondere Bedeutung zufalle. Zur Klärung dieser Frage sollen die einfachen, experimentellen Untersuchungen dienen, die in folgenden Zeilen geschildert sind.

Im Januar 1908 wurde eine kleine Anzahl von Prothallien, die noch junge Höcker aufwiesen, zerschnitten, und es wurden Einzelhöcker, Höckergruppen und Prothallienstücke getrennt auf sterilisiertem Torferdegemisch ausgelegt. Ebenso geschah mit jungen Wedeln, und zwar sowohl apogam als sexuell entstandenen. Als Vergleichskultur dienten unter gleichen Bedingungen ausgelegte Primärblätter der Normalform von Cystopteris fragilis.

Resultate:

1. Ein größeres Prothalliumstück, welches noch einen Höcker trug, entwickelte unter Bildung eines neuen Meristems ein neues vollständiges Prothallium. Der dem alten Teile aufsitzende Höcker nahm ein wenig an Größe und Dicke zu, seine Farbe wurde tief-dunkelgrün, dann bildete er, wie zu erwarten war, apogam eine Anzahl hochentwickelter Primärblätter.

2. Zwei einzeln ausgelegte Höcker wuchsen eine Zeitlang zylindrisch fort und erzeugten schließlich auf ihrer Oberfläche mehrere normal ausgebildete Antheridien. Archegonien jedoch waren nicht vorhanden, und auch ein Teil der Antheridien starb ab, ohne sich geöffnet zu haben. Schließlich entwickelten sich apogam wenige Blättchen.

3. Die ausgelegten Höckergruppen zeigten sehr langsames zylindrisches Wachstum. Sexualorgane konnte ich auf ihnen während des ganzen Kulturjahres nicht beobachten, im Herbst jedoch entsprossen ihnen einzelne Adventiv-Prothallien, die normale Antheridien und Archegonien trugen und auch einige normale Embryonen entwickelten.

4. Die jungen Blätter der f. polyapogama, die ausgelegt waren, entwickelten in der Mehrzahl Adventivknospen in den Achseln der Seitenfiederchen erster Ordnung. Selbst junge Wedel, die schon eine Länge von 12 cm erreicht hatten, trieben noch solche Knospen. Bei zwei Exemplaren trat die Knospe an der Basis der Rachis 1—2 mm oberhalb der Abschnittstelle auf. Die Knospen entwickelten sich zu jungen Pflanzen, deren erste Blätter schon die nämliche hohe Differenzierung aufwiesen, wie die aus Höckern apogam entstandenen. Auch hier entwickelte sich die Stammknospe erst nach dem Auftreten des ersten Blattes. Ein Unterschied in dem Verhalten der apogam und

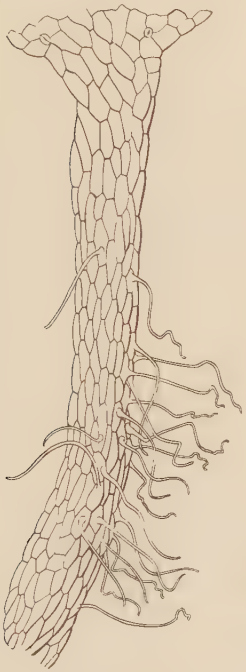

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 21. Stiel eines ausgelegten Primärblattes mit daran entstandenen Rhizoiden.

Fig. 22. Prothallium mit „Dauerknöllchen“ (*K*).

der sexuell entstandenen Primärblättchen war in dieser Beziehung nicht zu konstatieren. Auch auf sexuell entstandenen Primärblättchen traten Knospen auf, die sich weiter entwickelten, und die beiden Arten von jungen Pflänzchen zeigten die gleiche Blattform.

Der Vergleich mit Cystopteris bulbifera liegt natürlich hier sehr nahe, allein bei keiner der von mir beobachteten Pflänzchen von Cystopteris fragilis f. polyapogama traten spontan Adventivknospen auf, sondern nur an abgetrennten Blättchen konnte man diese beobachten.

Präparierte man die Knospen sorgfältig ab, so entwickelten sie sich trotzdem zum Blatt; ein typischer Rückschlag zum Prothallium wurde nie beobachtet. Nur ein einziges Blatt entwickelte aus den Epidermiszellen seines Stieles eine große Anzahl von Rhizoiden, ging aber bald darauf ein (Fig. 21).

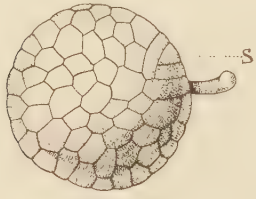

Fig. 23 *a*.

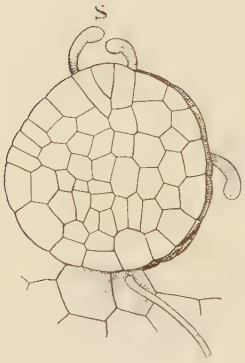

Fig. 23 *b*.

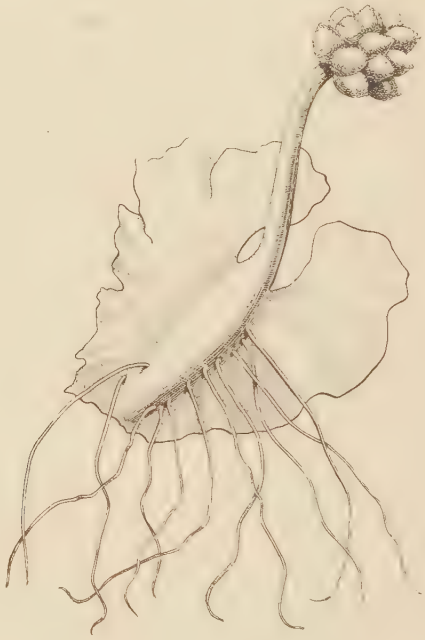

Fig. 24.

Fig. 23. Das Knöllchen von (*a*) oben und (*b*) im optischen Querschnitt; *S* = Scheitelzellen, in der Nähe finden sich jeweils junge Haare.

Fig. 24. Prothallium mit langem zylindrischem Fortsatz, der mit einem Höckerbüschel endigt.

5. Die vergleichsweise ausgelegten Primärblätter der normalen Cystopteris fragilis gingen bis auf zwei Exemplare ohne Bildung von Adventivknospen zugrunde. Diese beiden Blättchen aber bildeten ganz im Gegensatz zur f. polyapogama randbürtige Knospen; die auf diesem entstehenden Blätter wiesen aber weder in ihrem äußeren noch in ihrem anatomischen Bau irgendwelche Unterschiede von den Blättern der vorigen Kultur auf.

Vergleichen wir die Resultate von 1, 2 und 3 miteinander, so müssen wir zu der Ansicht kommen, daß diese Höckerbildungen noch keine bestimmte apogame Induktion besitzen. Sie stellen indifferente prothalloide Gebilde dar, die nur durch die in ihnen aufgespeicherten

Reservestoffmassen und durch ihre häufige Entstehung aus abortierten Sexualorganen ihre Sondernatur beweisen. Je nach den Lebensbedingungen, unter denen sie sich befinden, entwickeln sie die geschlechtliche und die ungeschlechtliche Generation. Durch die lange Ruheperiode (es wurden Zeiträume von über zwei Monaten beobachtet), die sie durchmachen können, ohne eine Spur von Wachstum zu zeigen, erinnern sie an die Dauerknöllchen von Anogramme chaerophylla [1]; diesen Eindruck erweckt noch stärker das Pflänzchen, welches die Abbildung (Fig. 22) zeigt. Nur durch einen 4—5 Zellreihen starken kurzen Zellfaden ist das kugelige Gebilde mit dem Prothallium in Verbindung. Sechs Wochen lang wurde es am Prothallium belassen; während der ganzen Zeit zeigte es keinerlei Wachstum oder sonst irgend eine Veränderung. Dann wurde es abgeschnitten und aufgehellt. Auf der Oberfläche sowohl wie im optischen Querschnitt konnte man je eine Scheitelzelle sehen, deren starke Zellwände aber schon darauf hinwiesen, daß das Meristem augenblicklich in Ruhe war (Fig. 23*a* u. *b*). Es scheint also in der Tat nicht ausgeschlossen, daß wir es bei den Knöllchen wirklich wie bei Anogramme chaerophylla mit einer Schutzvorrichtung gegen ungünstige Lebensbedingungen zu tun haben.

Leider ist es mir nicht gelungen, über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen einen Aufschluß zu gewinnen; es läge ja nahe, anzunehmen, daß die Zellen des Höckers selbst die X-Zahl der Chromosomen in ihren Kernen aufweisen und daß die Bildung einer Scheitelzelle analog den Farmer and Digby'schen [2] Beobachtungen durch eine Verschmelzung zweier somatischer Kerne eingeleitet werde, allein ich konnte auf keinem der untersuchten Schnitte eine solche Kernverschmelzung wahrnehmen. Der oben erwähnte Fall des gleichzeitigen Auftretens der Höcker und aus Eizellen entstandener Pflanzen auf dem nämlichen Prothallium könnte ja eigentlich nur durch die Annahme einer Verschmelzung zweier somatischer Kerne seine Erklärung finden. Ein annäherndes Analogon wäre Yamanouchi's [3] Apogamie bei Nephrodium. Aber auch an Schnitten durch losgetrennte Höcker dieser Pflanze konnte ich nicht eine Kernverschmelzung beobachten. Wir haben also wohl hier einen Fall von „generativer Apogamie" nach der Winkler'schen [4] Definition vor uns, und es bleibt die Frage offen, „ob

1) Goebel, Organographie, pag. 427.
2) Farmer and Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany, Vol. XXI, pag. 161—199.
3) Yamanouchi, Sh., Apogamy in Nephrodium. Botan. Gazette 1907, Vol. XLIV, pag. 142—146.
4) Winkler, Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche, 1908.

bei der Entwicklung des apogam entstandenen Sporophyten die Chromosomenzahl regenerativ verdoppelt wird oder nicht".

Daß wir keine somatische Apogamie vor uns haben, dafür ist der Umstand beweisend, daß unsere Prothallien ja auch aus anscheinend normalen Eizellen Embryonen entwickeln können.

Einige Worte bleiben nun noch zu sagen über das Pflänzchen, welches die Fig. 24 darstellt. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint es, als ob hier die Spreite eines apogam entstandenen Blattes in eine Reihe von Höckern umgewandelt sei, allein ein Querschnitt durch den vermeintlichen Blattstiel, der nur ganz vereinzelte Tracheiden und keinerlei Gefäße aufweist, belehrt uns, daß wir hier nur einen Höcker vor uns haben, der zu einem abnorm langen, „zylindrischen Gebilde" ausgewachsen ist und an seinem Ende neue Höcker entwickelt hat. Wahrscheinlich ist die große Verlängerung des Primärhöckers durch eine heliotropische Reizung zustande gekommen. Das Pflänzchen wuchs nämlich ganz am Rande einer ziemlich tiefen Schale, so daß es von seitlicher Beleuchtung gar nicht getroffen wurde, und das Längenwachstum erfolgte in der Richtung nach der Schalenmitte zu. Die Rhizoiden selbst waren an der Tonwand des Topfes locker angeheftet.

Das verschiedene Verhalten der Kulturen 4 und 5 gibt noch einmal eine Bestätigung für die oben gemachte Annahme, daß die von mir untersuchte Cystopteris wirklich eine eigene Halbrasse (de Vries) darstelle; das Resultat dieser Kulturen zeigt, daß auch in der Organisation des Sporophyten der 2x-Generation Unterschiede vorhanden sind, zwischen Cystopteris fragilis Bernhardi und Cystopteris fragilis f. polyapogama.

Auch ist es wahrscheinlich, daß diese Rasse eine ziemlich seltene ist, denn sonst wären diese Erscheinungen bei einem so häufig vorkommenden Farn wie Cystopteris fragilis längst beobachtet worden.

Noch eine Frage, die sich aus den bisher geschilderten Erscheinungen ergab, bedurfte der experimentellen Klärung: die Frage, woher dieser eigentümliche, im Zusammenhang mit der Jahreszeit stehende Turnus der Entwicklung der Höcker unseres Farnes komme; die Frage, wo die Gründe dafür zu suchen seien, daß im Spätherbst und Winter die Entwicklung der normalen Prothallien mit Sexualorganen und regulär entstehenden Sporophyten bevorzugt werde, während im Frühjahr und Sommer die Neigung zu apogamer Fortpflanzung die Oberhand gewinne.

Trotzdem es von vornherein nicht wahrscheinlich erschien, daß Temperaturunterschiede dafür verantwortlich gemacht werden konnten, denn die Kulturen wurden ja im Arbeitssaale des Institutes ausgeführt,

so erschien es mir doch interessant, nachzusehen, ob gesteigerte Temperatur von Einfluß auf die Höcker und Prothallien sei. Da es mir darauf ankam, die Wärmekulturen mit unter gewöhnlichen Umständen befindlichen zu vergleichen, so wurden dieselben in einem Glasschrank gemacht, der neben den anderen Kulturen am Fenster stand und durch ein untergesetztes, geheiztes Wasserbad auf einer Temperatur von 27 bis 29° C gehalten wurde. Es zeigte sich, daß diese erhöhte Temperatur keinen direkten, merklichen Einfluß auf die Kulturen hatte. Sie entwickelten sich etwas langsamer und schwächer, als die bei normaler Temperatur gehaltenen Vergleichskulturen, aber im übrigen diesen analog. Sehr lange aber konnten diese Versuche nicht fortgesetzt werden, denn die Wärme begünstigte außerordentlich das Wachstum der Cyanophyceen und anderer Algen, und nach kaum anderthalb Monaten hatten diese eine Üppigkeit erreicht, daß sie die Farnkultur vollständig zugrunde richteten. Wendete man zur Kultur höhere Temperaturen (34—36° C) an, so gingen die Prothallien überhaupt nach ganz kurzer Zeit zugrunde.

Wenn also diese Versuche bestätigten, daß es unrichtig sei, die Sommer- und Wintertemperatur für das Alternieren der Kultur verantwortlich zu machen, so gewann andererseits die Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß die Verschiedenheit der Lichtverhältnisse von Einfluß auf die Entwicklung im apogamen oder normalen Sinne sei. Ein einfacher Versuch lieferte hierfür die Bestätigung. Im Sommer 1908 wurden einige Höcker, die bereits mehrere Sporophyten trugen, von letzteren losgetrennt, auf sterilisierte Erde gelegt; die Kultur wurde mit einer Glasplatte bedeckt und unter einen Tisch gestellt, wo nur ganz wenig Licht den Pflänzchen zur Verfügung stand. Schon 3 Wochen später saßen zahlreiche Adventiv-Prothallien auf dem Höcker.

Dieses Resultat hat übrigens wenig Überraschendes an sich, denn einerseits haben wir gesehen, daß die Höcker Gebilde sind, denen die Fähigkeit zur Bildung von Sporophyten ebenso innewohnt, wie die zur prothalloiden Sprossung; andererseits ist bekannt, daß das Prothallium, welches ja häufig in dunklen Felsspalten und Mauerritzen lebt, in bezug auf Licht viel anspruchsloser ist wie der Sporophyt; also ist dieser Zusammenhang zwischen verschiedener Beleuchtung und verschiedenartiger Entwicklung ein sehr natürlicher. Auch die Deutung der Höcker als Schutzvorrichtung harmoniert mit dieser Darstellung.

Nun drängt sich einem leicht der Gedanke auf: Vielleicht ist es überhaupt möglich, durch intensive Beleuchtung Prothallien beliebiger Farne zur Höckerbildung bzw. zur Apogamie zu veranlassen. Die Ver-

suche, die ich zu diesem Zwecke mit Cystopteris fragilis Bernhardi und Asplenium Ruta muraria bei starkem Licht (nur direktes Sonnenlicht war durch dünnes Fließpapier gedämpft) anstellte, zeigten aber durchweg ein negatives Resultat. Welchen Einfluß direktes Sonnenlicht auf Farnprothallien hat, darauf werde ich später gelegentlich der Besprechung einer Sonnenkultur von Aspidium filix mas var. grandiceps zurückkommen.

II. Zur Frage der Bastardnatur von Asplenium germanicum, Weiß.

In seiner Systematik der Farnpflanzen spricht sich Luerssen[1]) über die Natur des Asplenium germanicum dahin aus, daß wir in ihm wahrscheinlich einen Bastard zwischen Asplenium septentrionale und Asplenium Trichomanes vor uns hätten, zu welchem Schluß ihn außer dem gemeinsamen Funde der drei Farne am gleichen Standort und gemeinsamen anatomischen Merkmalen im Bau des Rhizoms und Blattstieles vor allem die Tatsache zu berechtigen scheint, daß die Sporen von Asplenium germanicum bei dem von ihm untersuchten Material fast durchgehends abortiert waren. Den gleichen Standpunkt wie Luerssen vertritt Ascherson[2]), während Bory de St. Vincent[3]) es als Bastard zwischen Asplenium Ruta muraria und Asplenium septentrionale anspricht, eine Ansicht, der auch Heufler[4]) zuneigt. Reichhardt[5]) nimmt sogar an, daß Asplenium germanicum sich mit Asplenium Trichomanes noch einmal zu einem Bastard vereinigt habe, den er als Asplenium Häufleri bezeichnet. Für die Entstehung eines solchen wäre natürlich eine normale Sporenbildung des Asplenium germanicum unumgänglich. In der Literatur findet sich aber keine Angabe, daß es jemals gelungen sei, Asplenium germanicum aus Sporen zu erzielen. Nur Lowe[6]) schreibt von Asplenium germanicum var. acutidentatum Moore: „An interesting form raised from spores by Mr. Sim of Foots Cray". Allein es scheint fraglich, ob diese var. acutidentatum wirklich zum Asplenium germanicum gehörte. Ich konnte von dieser Pflanze leider kein Exemplar erhalten, folglich war mir auch die Nachprüfung obiger Angabe unmöglich.

Zur Untersuchung der Sporenentwicklung von Asplenium germanicum diente mir Material aus den verschiedensten Gegenden, und zwar:

1) Luerssen, Chr., Die Farnpflanzen. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. III, pag. 243.

2) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg, pag. 916.

3) Bory de St. Vincent, L'institut T. V. 280.

4) Heufler, Asplenii Spec. Europ., pag. 297.

5) Reichhardt, Verhandl. d. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien 1863, pag. 93.

6) Lowe, Native Ferns, Vol. II, pag. 160.

1. aus dem Fichtelgebirge bei Berneck (oberhalb der Kolonnaden), wo es in zahlreichen großen Stöcken zum Teil dicht verwachsen mit Asplenium Trichomanes vorkommt; Asplenium Ruta muraria und Asplenium septentrionale finden sich in größerer Menge in der Nähe;
2. aus dem Ötztal (oberhalb Ötz). Dort fand sich nur Asplenium Ruta muraria und Asplenium septentrionale in der Nähe vor;
3. von Moos im Seebertal (Tirol), wo es an der Kirchhofsmauer gemeinsam mit vielen Pflanzen von Asplenium Ruta muraria wächst;
4. aus dem Gebiete des Schlerns (Südtirol), und
5. verfügte ich über einige Exemplare, die aus der Nähe von Christiania (Norwegen) stammten[1]).

Diese letzteren waren die einzigen, welche in ihren Sporangien eine größere Anzahl anscheinend normaler Sporen trugen; nach deren Aussaat entstanden wohl einige Prothallien mit normalen Sexualorganen, aber es waren zu wenige, so daß keine Befruchtung eintrat. An den Prothallien selbst war natürlich nicht zu erkennen, ob sie wirklich Asplenium germanicum zugehörten oder nicht vielleicht aus hereingeflogenen Sporen anderer Farne entstanden waren. In den Sporangien der sämtlichen anderen Exemplare fanden sich nur ganz vereinzelt scheinbar normale Sporen. Die Stöcke wurden in Töpfe gepflanzt und im Gewächshaus weiter kultiviert. Dabei zeigte es sich, daß in der Kultur die Zahl der normale Sporen führenden Sporangien zu ungunsten der abortierenden zunahm.

Die Entwicklung des Sporangiums nimmt bis zur Trennung von Wandzellen und Archespor allgemein den für Polypodiaceen charakteristischen Verlauf. In dem Stadium aber, wo gleichzeitig mit der Bildung der Tapetenzellen das Archespor gewöhnlich in vier Segmente zerfällt, unterbleibt bei Asplenium germanicum in der Regel diese letztere Teilung. Das Protoplasma des Archespors kontrahiert sich, löst sich von den tetraëdrischen Wänden los, der Kern wird undeutlich und seine chromatische Substanz verteilt sich regellos in dem Protoplasmaklumpen. Während die Ausbildung der Wandschicht und die Differenzierung des Annulus weiter fortschreitet, zerfällt die Substanz des Archespors in eine große Anzahl unregelmäßiger, krümeliger Gebilde. Häufig unterbleibt die Auflösung der Tapetenzellen vollständig, und das

1) Für deren freundliche Überlassung bin ich Frl. cand. phil. von der Planitz zu Dank verpflichtet.

Sporangium stirbt ab, ohne sich geöffnet zu haben. Diese Erscheinung läßt darauf schließen, daß die Auflösung der Tapetenzellen in der Regel veranlaßt wird durch ein von den Sporenmutterzellen ausgeschiedenes Enzym; wenn dann deren Ausbildung unterbleibt, so kann natürlich auch die Auflösung der Tapetenzellen nicht stattfinden. Nun muß ja dieses hypothetische Enzym nicht gerade von den Sporenmutterzellen selbst gebildet werden, nur verläuft eben die Entstehung dieses cytolytischen Fermentes synchron mit der Bildung der Sporenmutterzellen.

Das ist der normale Verlauf der im Freien vor sich gehenden Sporenverkümmerung. Manchmal allerdings kommt es auch zur Bildung der Sporenmutterzellen und sukzessiven Auflösung der Tapetenzellen: auch wurde in nicht seltenen Fällen Weiterentwicklung bis zur Sporenreife beobachtet. Allein die entstandenen Sporen waren fast stets verschrumpft, das Exospor ganz unregelmäßig verdickt und der Inhalt desorganisiert. Einzelne Sporen hatten ein ganz glattes, dünnes Exospor und in ihrem Innern einen großen Fettropfen, der sich in Äther leicht auflöste oder in Osmiumsäure sich tiefschwarz färbte; Seifenkristalle nach Einwirkung von Natriumalkohalat waren jedoch selbst im Polarisationsmikroskop nicht zu bemerken, so daß der Fettnachweis als nicht absolut einwandfrei gelten kann.

Wie schon erwähnt, treten in der Kultur aber eine größere Anzahl scheinbar normal entwickelter Sporangien auf. Leider war bei Abschluß dieser Arbeit die Reife der Sporen noch nicht so weit fortgeschritten, daß ich ihre Keimfähigkeit hätte untersuchen können.

Sollte es aber wirklich glücken, eine normale Fortpflanzung zu erzielen, dann wäre es ja auch nicht unwahrscheinlich, daß eine solche in der Natur an geschützten Standorten hie und da vorkommt, und damit fiele eines der Argumente, welches bisher für die Bastardnatur des Asplenium germanicum angeführt wurde, und die seltene Entwicklung normaler Sporen wäre zugleich eine Erklärung für das immerhin ziemlich seltene Auftreten dieses Farnes.

Die einwandfreie Bestätigung der Annahme, daß das Asplenium germanicum ein Bastard sei, kann natürlich nur durch das Experiment erfolgen. Um den verschiedenen Hypothesen über die Art der Abstammung Rechnung zu tragen, wurden die Kreuzungsversuche nach dreierlei Richtungen hin angestellt.

Es wurde versucht, einen Bastard zu erzielen:

1. zwischen Asplenium Ruta muraria und Asplenium septentrionale;
2. zwischen Asplenium Ruta muraria und Asplenium Trichomanes;
3. zwischen Asplenium septentrionale und Asplenium Trichomanes.

Als Kulturboden für diese und alle folgenden Versuche diente entsprechend der Angabe von Druery[1]) eine möglichst kalkfreie Gartenerde, vermischt mit wenig Quarzsand. Töpfe und Kulturböden wurden vor der Aussaat in strömendem Dampf sterilisiert.

1. Kulturreihe.

Sporen von Asplenium Ruta muraria, Asplenium septentrionale und Asplenium Trichomanes wurden paarweise gemischt, und von den erhaltenen drei Mischungen wurden Aussaaten gemacht. Das Resultat der drei Kulturen war: in der ersten eine üppige Entwicklung von Asplenium Ruta muraria, in der letzten eine ebenso üppige von Asplenium Trichomanes und in der mittleren eine gute gemeinsame Entwicklung von A. Ruta muraria und A. Trichomanes. A. septentrionale entwickelte sich in der ersten und letzten Kultur sehr dürftig und in wenigen Exemplaren: es zeigte sich, daß der Grund hierfür in der Beschaffenheit des Münchener Wasserleitungswassers, das sich durch großen Kalkreichtum auszeichnet, zu suchen war. Auch schien das Substrat für die Entwicklung des A. septentrionale nicht günstig zu sein. Deshalb wurden diese beiden Kulturen auf sterilisiertem Torf wiederholt, der statt mit Wasser mit von der Crone'scher Nährlösung begossen wurde. Diese letztere Kulturmethode kam in der Folge bei allen Kulturversuchen von A. septentrionale zur Verwendung. Es entwickelten sich nun auch die bei den ersten Versuchen fehlgeschlagenen Mischkulturen, allein bei allen gehörten die entstandenen jungen Sporophyten einer der genannten ausgesäten Arten an. Kreuzbefruchtung trat nie ein.

2. Kulturreihe.

Diese ging von dem Gedanken aus, einerseits durch sehr gute Ernährung und schattige Kultur möglichst rein weibliche Prothallien, andererseits durch weniger gute Ernährung, Dichtkultur, intensivere Beleuchtung und häufiges Zerschneiden der Prothallien nur Antheridien tragende zu erzeugen. Dies gelang auch bis zu einem gewissen Grade, vor allem da, wo es sich um Hervorbringung rein männlicher Kulturen handelte. Ich hielt diese letzteren sehr trocken. Um nun eine Kreuzbefruchtung herbeizuführen, nahm ich ein Büschel junger, mit Antheridien übersäter Prothallien einer Art aus der Kultur heraus und bespritzte sie auf einem Blatt Papier mit einigen Tropfen Wasser. Der Erfolg war eine reichliche Entleerung von Spermatozoiden. Die mit Spermatozoiden gesättigte Flüssigkeit übertrug ich nun mittels einer Pipette auf die

1) Druery, Choice British Ferns.

ziemlich rein weiblichen Prothallien der anderen Arten. Indem ich diese Befruchtungsversuche für jede der drei obigen Arten nach beiden Richtungen ausführte, erhielt ich sechs Kulturen. Trotz der großen Wahrscheinlichkeit, die in diesem Falle für eine Kreuzbefruchtung vorgelegen hätte, trat eine solche zunächst nicht ein. Vielmehr entwickelte sich in jeder Kultur der Farn, dessen Prothallien ursprünglich in derselben vorhanden waren. Die Bespritzung mit den andersartigen Spermatozoiden hatte in dieser Reihe keinen Einfluß auf die Entstehung der Sporophyten.

Daß trotzdem auf diesem Wege eine Kreuzbefruchtung zu erreichen ist, wenn die Umstände entsprechend günstig sind, werden wir später bei einer vierten Kulturreihe sehen.

3. Kulturreihe.

Nachdem die vorhergehenden Versuche gezeigt hatten, daß im normalen Zustande die Eizellen der einen Art der Befruchtung durch Spermatozoiden einer anderen Art sichtlichen Widerstand entgegensetzten, wiederholte ich die letzte Versuchsreihe, nur mit dem Unterschied, daß ich die hauptsächlich Archegonien tragenden Prothallien vor dem Kreuzungsversuch mit einer großen Glasglocke überdeckte und unter die Glocke gleichzeitig ein mit einer Mischung von Äther und Chloroform gefülltes Schälchen brachte, das zur rascheren Verdunstung außerdem noch einen dicken Wattebausch enthielt. Ich hoffte, daß die Eizellen in diesem Zustande der Narkose dem Eindringen fremdartiger Spermatozoiden nicht widerstehen könnten, vielleicht sogar polysperme Befruchtung zuließen. Allein auch diese Versuchsreihe zeitigte ein negatives Resultat. Einiges Interesse gewinnen diese Versuche allerdings durch die Art und Weise, in der die Prothallien auf die Narkose reagierten. Es zeigte sich, daß die Narkotika zunächst entwicklungshemmend auf das alte Meristem einwirkten, andererseits aber zu einer neuen, von bisher somatischen Zellen ausgehenden, adventiven Prothalliumsprossung Anlaß gaben. Die Prothallien stellten nämlich ihr normales Wachstum ein, und aus einer Anzahl von Zellen der Oberseite und des Randes entwickelten sich Adventiv-Prothallien in großer Anzahl. Diese aber trugen reichlich Antheridien, und die entschlüpften Spermatozoiden befruchteten normal die Archegonien der noch immer gesunden Mutterprothallien.

Vom teleologischen Standpunkt aus könnte man diesen Versuch vielleicht so deuten, als ob das Prothallium alle ihm zu Gebot stehenden Hilfsmittel anwende, um doch noch eine Befruchtung innerhalb der

Art herbeizuführen; kausal dagegen betrachtet stellt sich der Versuch wohl folgendermaßen dar:

Die jungen, noch embryonalen Zellen der Herzbucht können der Giftwirkung des Narkotikums nicht widerstehen; durch ihre dünnen Zellwände diffundieren die Äther- und Chloroformdämpfe rasch hindurch und wirken tödlich; nun muß aber der Transport mineralischer Nährstoffe, der bisher von den Rhizoiden aus in der Richtung nach dem jetzt getöteten Meristem geleitet wurde, andere Wege nehmen. Die Nährstoffe häufen sich infolgedessen in anderen Zellen an und wirken auf diese entwicklungsanregend. Vielleicht wird diese Anregung unterstützt durch die Narkotika selbst, welche ja, wie aus den Versuchen von Kegel[1]) und Johannsen[2]) hervorgeht, in geringen Dosen stimulierend auf Assimilation und Wachstum wirken.

4. Kulturreihe.

Die oben beschriebenen Versuche waren in den Jahren 1907 und 1908 ausgeführt worden; Ende des letzteren Jahres haben sich nun, wie dies ja häufig der Fall ist, in einer größeren Anzahl von Kulturschalen wiederum Prothallien entwickelt aus Sporen, welche in den

Fig. 25. Blatt von Asplenium septentrionale.

Fig. 26. Blatt des Bastards.

Fig. 27. Blattfieder von Asplenium Ruta muraria.

Vorjahren nicht aufgegangen waren. Dieses mir zu Gebote stehende Prothallienmaterial benutzte ich, um die gleichen Versuche noch einmal vor allem nach der zweiten Art auszuführen. Bei fast allen neuen Kulturen blieben diese wiederum erfolglos; nur in einer Schale, in welcher sich vornehmlich weibliche Prothallien von Asplenium septentrionale befanden und die ich wiederum mit Spermatozoiden von As-

1) Kegel, W., Über den Einfluß von Chloroform und Äther auf die Assimilation von Elodea. Diss., Göttingen 1905.

2) Johannsen, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben.

plenium ruta muraria bespritzt hatte, zeigten sich im Frühjahre 1909 eine größere Anzahl von Sporophyten, die von Asplenium septentrionale merklich verschieden waren. Schon spätere Primärblätter fielen durch weniger tiefe Fiederspaltigkeit auf. Die ausgewachsenen Blätter (Fig. 33), die selbst Ende Oktober des Jahres noch steril waren, erinnern in ihrem Habitus sehr an Asplenium germanicum (Fig. 30). Sie unterscheiden sich von ihm vor allem durch einen etwas dickeren Stiel und durch die geringere Anzahl der Segmente. [Zu Vergleichszwecken füge

Fig. 28. Blatt von Asplenium germanicum.

Fig. 29. Blatt von Asplenium trichomanes.

Fig. 30. Junge Pflanze von Asplenium germanicum, aus einem Rhizomstück gezogen.

ich die photographischen Abbildungen von ebenfalls im Gewächshaus kultivierten Asplen. Ruta muraria (Fig. 32) und Asplen. septentrionale (Fig. 31) bei.]

Die genaue Diagnose lasse ich jetzt folgen: man ersieht daraus, ebenso wie aus den beigegebenen (Fig. 25—29) Nervaturskizzen, daß der Bastard zwischen den beiden Eltern, Asplenium septentrionale und Asplenium Ruta muraria, steht, mehr eigentlich noch zwischen A. septentrionale und A. germanicum (vgl. Fig. 34).

Diagnose: Wurzeln dünn, dunkelbraun, nicht sehr dicht mit Spreuschuppen bedeckt; die letzteren ohne Scheinnerv bis 3 mm lang,

$^1/_2$ mm breit, lineal lanzettlich, mit vereinzelten, langen, gegliederten Wimpern, diese wieder in der Jugend mit Drüsenhaaren endend. Im übrigen sind die Spreuschuppen nicht gezähnt, sondern ganz glatt.

Fig. 31. Zweijährige Pflanze von Asplenium septentrionale, aus Sporen gezogen.

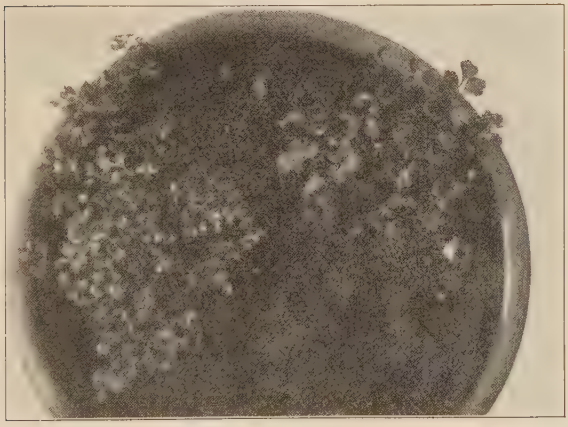

Fig. 32. Asplenium Ruta muraria, eine breite und eine schmalblättrige Form, nach $2^1/_2$ jähriger, gemeinsamer Kultur.

Stiel bis zur Spreite mit kurzen, keulenförmigen, einzelligen Haaren besetzt, an der Spreite selbst finden sich solche vereinzelt; die Basis des Stieles nur bis zur Höhe von $^3/_4$—1 cm braun, im übrigen grün. Fibrovasalstrang fast zylinderisch. Spreite 4 cm lang, bis 1 cm breit,

mit drei, höchstens vier wechselständigen Segmenten. Letztere sind 12—15 mm lang, 3—6 mm breit, undeutlich einfach fiederspaltig; Nervatio Sphenopteridis ohne deutliche Mittelrippe, und stumpf-rundlich gezähnt.

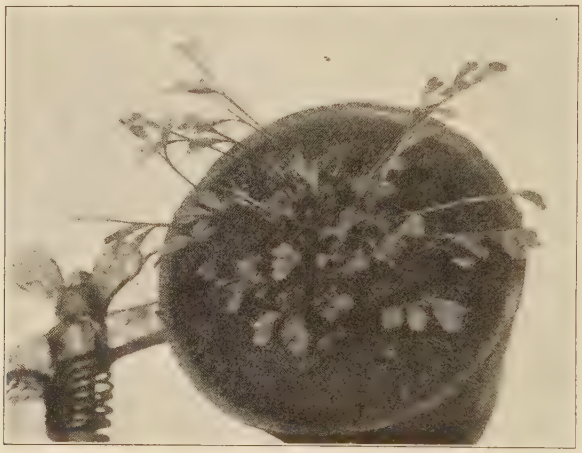

Fig. 33. Der Bastard, 9 Monate alt.

Fig. 34. Asplenium septentrionale, Aspl. germanicum und dazwischen der Bastard. Man beachte die Ähnlichkeit mit Asplenium germanicum.

Über die Sexualverhältnisse konnte ich natürlich noch keinen Aufschluß gewinnen, weil bei Beendigung dieser Arbeit (Ende Oktober 1909) die Wedel noch steril waren. Möglich ist ja, daß sie es über-

haupt bleiben, wenn nicht, so werde ich in einer späteren Veröffentlichung darauf zurückkommen.

Mit Asplenium germanicum ist mein Bastard offenbar nicht identisch. Die große Ähnlichkeit spricht aber für eine nahe Verwandtschaft, und es wäre vielleicht denkbar, daß eine umgekehrte Kreuzung (Asplenium ruta muraria weiblich Asplenium septentrionale männlich) Asplenium germanicum ergeben könnte, wenn dies auch den bisherigen Erfahrungen nicht recht entspricht.

III. Fortpflanzungs- und Vererbungsverhältnisse einiger Farnformen.

Aspidium filix mas var. grandiceps = Lastraea filix mas Lowe var. grandiceps Wollaston.

Von dieser reichgegabelten Farnvarietät, deren charakteristisches Merkmal darin liegt, daß die Gabelung nur sehr hoch am Wedel, aber dort sehr üppig, und ebenso an den Enden der Seitenfiedern erster Ordnung auftritt, wurden zwei Reihen von Kulturen angesetzt, und zwar solche, deren Sporen dem unteren, nicht gegabelten Teil des Wedels entstammten, und solche, die von reichlich verzweigten Wedelabschnitten gewonnen waren. Es geschah dies zur Kontrolle der von Lowe[1]) gemachten Angaben, daß Sporen von der Gabelungsstelle solcher Farne die gegabelte Form und solche vom unteren ungegabelten Teil die normale Stammform reproduzierten.

Fig. 35. Aspidium filix mas f. grandiceps. Teil eines Prothalliums mit Haaren auf lappigen Vorsprüngen sitzend.

Ich will hier gleich vorwegnehmen, daß diese Angabe in keinem Falle Bestätigung fand, sondern daß die beiden Reihen von Kulturen in der Folge in allen Punkten sich gleich verhielten.

Die Prothallien entwickelten sich zunächst normal und produzierten bald massenhaft Antheridien, allein nur auf ganz wenigen Exemplaren vereinzelte Archegonien. Dabei zeigten die Prothallien stets eine lebhafte Neigung zur Bildung von fadenförmigen Adventivprothallien, welch letztere stets mit Antheridien übersät waren. Schon im äußeren Habitus unterschieden sich die Prothallien merklich von denen des normalen Aspidium filix mas. Wie die Fig. 35 zeigt, tragen sie äußerst zahlreiche Drüsenhaare am Rande auf lappigen Ausbuchtungen, ganz

1) Lowe, E. J., Fern Growing, 1895, pag. 26.

ähnlich den Prothallien von Cystopteris fragilis f. polyapogama: jedoch nicht nur am Rande finden sich solche Haare, sondern auch mitten im Prothallium, wenigstens oberseits auf der vorderen Hälfte desselben.

Vier Monate nach der Keimung erzeugt jedes Prothallium je einen apogamen Höcker (Fig. 36), in der von de Bary[1]) für Pteris cretica beschriebenen Weise. Auch hier entwickelte sich der Stammhöcker kurz nach Entstehung des Blatthöckers, und das zweite Blatt nahm normal seine Entwicklung vom Stammhöcker aus. Gleichzeitig mit der Anlage des ersten Blattes stellte die Herzbucht ihr Wachstum

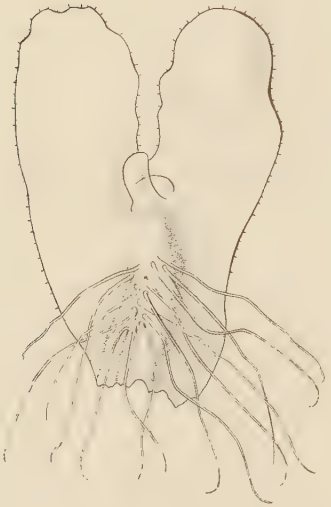

Fig. 36. Prothallium (schematisch) mit apogamem Blatt und Stammhöcker.

Fig. 37. Prothallium mit zwei apogamen Höckern; b_1 und b_2 Blatthöcker, S_1 und S_2 Stammhöcker.

ein, und das Prothallium starb in der Folge ab. Ein Fall wurde jedoch beobachtet, in welchem nach Entstehung des ersten Blattes der rechte Prothalliumlappen (von oben gesehen) ein neues Meristem erzeugte, infolgedessen weiter sproßte und dann in seiner Mitte einen neuen apogamen Sproß hervorbrachte. Nicht ganz analog zu diesem Fall ist ein zweiter, bei welchem auf einem Prothallium ebenfalls zwei selbständige apogame Höcker auftraten (Fig. 37), aber fast unmittelbar hintereinander auf dem Mittelpolster. Beide entwickelten in der Folge

1) De Bary, A., Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878, Bd. XXXVI.

Fig. 38. Prothallium mit zwei apogamen Höckern, jüngeres Stadium; b_1 b_2 Blatthöcker, S_1 S_2 Stammhöcker.

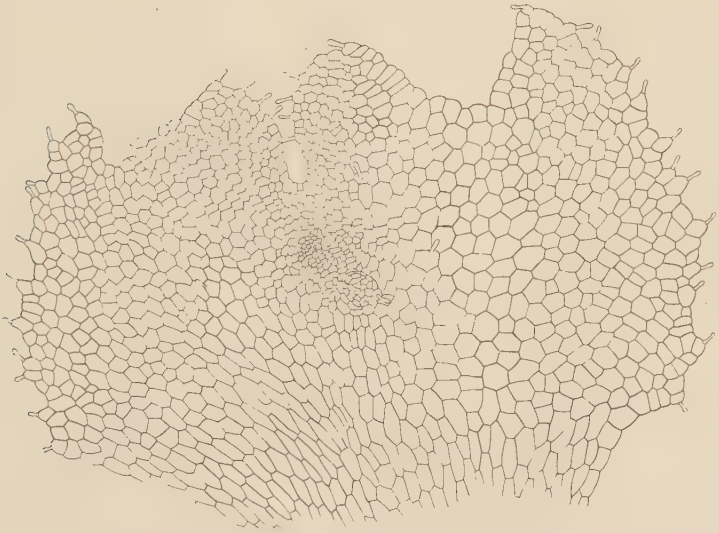

Fig. 39. Prothallium mit drei jungen apogamen Höckern.

je einen Stammhöcker und künstlich, voneinander getrennt, wuchsen sie zu kräftigen Pflanzen heran. Bei einem dritten Prothallium, welches, ähnlich wie das letzte, ebenfalls nahe beieinander zwei Höcker trug, bei welchem aber die beiden auf dem Prothallium belassen wurden, starb der vordere kurz nach Anlage des Stammscheitels wieder ab. Daß bei dem oben zuerst erwähnten Prothallium zwei Höcker sich zu apogamen Pflanzen entwickeln konnten, steht mit dem letzten Resultat in keinerlei Widerspruch. Dem Wesen nach haben wir ja oben zwei Prothallien, wie sich aus dem Vorhandensein zweier Meristeme schließen läßt, und jedes von diesen zweien, allerdings zusammenhängenden Prothallien ernährt eben seinen eigenen, jungen Sporophyten. Ein einziges Prothallium scheint, wie aus dem dritten Fall hervorgeht, bei Aspidium filix mas nicht imstande zu sein, zwei apogame Pflanzen zu ernähren; wir haben oben bei Cystopteris gesehen, daß es jedoch möglich ist, wenn das Prothallium vorher durch starke Verdickung für Reservematerial gesorgt hat. Ein viertes Prothallium endlich, welches ebenfalls zwei apogame Höcker aufwies, wurde zum Zwecke der Untersuchung aufgehellt (Fig. 38), ebenso geschah mit einem fünften, welches sogar drei Höcker nahe beieinander trug. Dieselben unterscheiden sich aber in nichts von den übrigen apogamen Höckern (Fig. 39/40). Von allen untersuchten Prothallien des hier behandelten A. filix mas konnte ich nur in ganz wenigen Fällen das Vorkommen von Tracheiden beobachten, und selbst in diesen wenigen Fällen fanden sich nur einzelne, höchstens drei, kleine Tracheiden. Da ich bei Aspidium filix mas var. grandiceps nie normale Befruchtung angetroffen habe, trotz vereinzelten Vorkommens von Sexualorganen, versuchte ich, ob es nicht möglich wäre, unter veränderten Kulturbedingungen normale sexuelle Fortpflanzung zu erreichen.

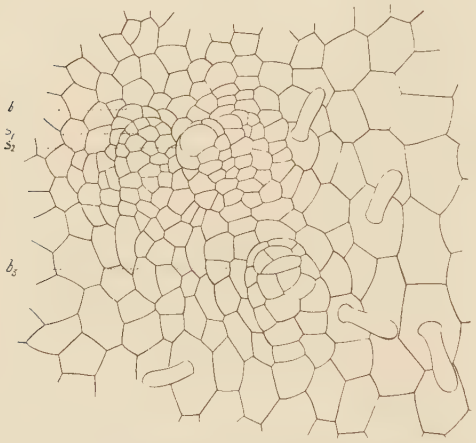

Fig. 40. Die Höcker des vorigen, stärker vergrößert.

Große Feuchtigkeit, erhöhte Temperatur (28° C), rotes und blaues Licht, direktes Sonnenlicht und starke Dunkelheit waren die Faktoren,

deren Wirkung ich junge Prothallien, die noch keine Anzeichen von Apogamie aufwiesen, aussetzte. In allen Fällen war das Resultat negativ. Die Mehrzahl der Prothallien entwickelte sich überhaupt nur kümmerlich, starb teilweise sogar ab. In den Fällen aber, wo ein Sporophyt entwickelt wurde, entstand derselbe jedesmal apogam.

Von diesen verschiedenen Kulturen verdient nur die Sonnenkultur einiges Interesse; schon deshalb, weil wir hier Bedingungen vor uns haben, die eventuell in der freien Natur für unseren Farn auch gegeben sein konnen. Aus diesem Grunde will ich deren Resultate kurz mitteilen: Die Prothallien waren dem direkten Süd- und Südwestlicht ausgesetzt. Nach wenigen Tagen der Insolation bräunte sich die Mehrzahl und starb ab. Von einem Vertrocknen konnte nicht die Rede sein, denn die Kulturschalen standen in einem Gefäß mit Wasser und waren außerdem zur Vermeidung allzugroßer Transpiration mit einer dichtschließenden Glasglocke überdeckt. Diejenigen Prothallien, welche nicht abstarben, zerfielen gegen den Rand hin in bis zu 30 Zellen lange und nur 1—2 Zellreihen breite Fäden. Selten fand sich ein vereinzeltes Archegonium, der apogame Höcker jedoch entwickelte sich; aber merkwürdigerweise Blatt- und Stammscheitel gleichzeitig nebeneinander, nicht nacheinander, wie unter normalen Bedingungen. Das erste Primärblatt blieb sehr kümmerlich, und rasch überholte das zweite Blatt das erste. Kräftig wurden diese Sonnenpflanzen aber nur dann, wenn sie wiederum in normale Bedingungen zurückgebracht wurden, sonst blieben sie bleich und zart und starben auch bald ab. Interessant war auch zu beobachten, wie der junge, apogame Höcker sich gegen zu starke Besonnung schützte. Die Spreuschuppen, die normalerweise vereinzelt an ihm auftreten, gewannen an Zahl und Mächtigkeit und, den Höcker ganz in grauen Filz hüllend, entzogen sie die jungen Scheitelzellen vollständig den schädlichen Einwirkungen der direkten Insolation.

Die ersten entstehenden Wedel sind in der Regel noch ungegabelt, erst später, vom vierten bis fünften Blatte an, zeigten sie die Bifurkation, die für „grandiceps“ charakteristisch ist, dann aber tritt dieses Merkmal konstant bei allen folgenden Wedeln auf.

Aspidium filix mas var. grandiceps ist also eine echte Varietät.

Bei einer größeren Anzahl anderer gegabelter Formen von Aspidium filix mas wurde die Konstanz und Erblichkeit der Merkmale hauptsächlich von englischen Züchtern beobachtet. Es lag nun nahe, nachzusehen, wie sich die Sporen solcher Wedel der Normalform verhalten, an denen spontan Bifurkationen aufgetreten sind. Derartige

Wedel findet man zuweilen zwischen normalen von Aspidium filix mas, und ich verdanke ein solches Exemplar der Güte des Herrn Geheimrat von Goebel, der es in Ambach am Starnbergersee als einziges an einem sonst regulären Stocke fand.

Sori, Sporangien und Sporen waren genau so ausgebildet wie sonst. Die Aussaat lieferte normale Prothallien, und unter den sexuell entstandenen Sporophyten zeigte sich kein einziges gegabeltes Exemplar. Der gleiche Versuch wurde im nächsten Jahre wiederholt; das Material, welches die Sporen lieferte, waren wiederum gegabelte Wedel von Aspidium filix mas, welche im Münchener Botanischen Garten im Sommer 1908 an im übrigen normalen Stöcken in größerer Anzahl aufgetreten waren. Das Resultat war das gleiche wie vorher. Alle Sporen reproduzierten die ungegabelte Stammform. Solche spontan aufgetretene Merkmale sind also, wie man sieht, nicht erblich.

Interessant wäre es gewesen, diese Gabelungen künstlich zu erzeugen, wie dies ja schon von einigen Fällen in der Literatur bekannt ist. Zu diesem Zwecke wurden in ganz junge, noch im Boden versteckte Blattknospen Einschnitte gemacht, der Erfolg war aber ein negativer. Entweder gingen die so behandelten Blätter überhaupt zugrunde oder die Schnitte vernarbten, und das entstehende Blatt hatte ein unregelmäßig verkrüppeltes Aussehen. Im Freien scheinen solche Gabelungen häufig durch den Stich von Insekten hervorgerufen zu werden. So beobachtete ich im Sommer 1907 im Ötztal eine größere Anzahl von Woodsia-Pflanzen, die, durch Insektenstiche veranlaßt, unregelmäßige, büschelige Gabelungen erzeugt hatten. Dementsprechend injizierte ich einige junge Blattknospen von Aspidium filix mas mit stark verdünnter Ameisensäure: die Blätter verkrüppelten, ohne zu bifurkieren. Es scheint demnach nicht leicht möglich zu sein, durch einfache, chemische Eingriffe Gabelungen hervorzurufen.

Aspidium aculeatum, var. cruciato-polydactylum, Jones.

Aus den ausgesäten Sporen entstanden zunächst Prothallien von normaler Form. Vereinzelt fanden sich auf diesen Antheridien, Archegonien fehlten selbst drei Monate nach der Keimung fast vollständig. In diesem Alter noch wiesen die gut entwickelten Prothallien die bekannte Herzform auf. Jetzt trat aber eine Entwicklung ein, welche schon das makroskopische Bild derselben vollständig veränderte, indem nämlich die beiden vorderen Lappen oder wenigstens einer derselben sich stark vergrößerte, während die Mitte im Wachstum zurückblieb (Fig. 41, 42). Die mikroskopische Untersuchung lehrte, daß die

Herzbucht ihre meristematische Funktion eingestellt hatte, während gleichzeitig auf einem oder beiden der vorderen Lappen neue Meristeme aufgetreten waren. Die lebhafte Tätigkeit dieser letzteren bewirkte die erwähnte Veränderung im Habitus unserer Prothallien.

Hand in Hand mit der Ausbildung der eben erwähnten neuen Meristeme ging eine starke Streckung der Zellen des Mittelpolsters, und alsbald erschienen im letzteren zahlreiche Tracheiden, die ungefähr in der Mitte zwischen dem Ende der Rhizoidenzone und der Herzbucht einsetzten und in der Richtung des Mittelpolsters verliefen. Jetzt begann das Prothalliumgewebe in der Region des hinteren Endes der Tracheiden lebhafte Teilungen nach allen Richtungen des Raumes hin auszuführen, deren Resultat die Entstehung eines apogamen Höckers war. Die Entwicklung des jungen Sporophyten war insofern die bei Apogamie gewöhnliche, als auch hier der Stammscheitel erst nach Anlage des Primärblattes auftrat. Merkwürdig allerdings war in diesem Falle die außerordentlich kräftige Entwicklung der Wurzel; es fand sich sogar einmal der extreme Fall, daß, während vom Blatt nur ein einziger, kaum 1 mm großer Höcker zu sehen war, aus demselben schon eine Wurzel entsprang, die bereits eine Länge von $2^1/_2$ mm aufwies.

Fig. 41. Aspidium aculeatum var. cruciato polydactylum. Prothallium mit abgestorbener Herzbucht (*h*), Tracheiden (*t*), apogamem Höcker (*a*) u. 2 neuen Meristemen (*m*)

Fig. 42. Prothallium des gleichen Farnes mit nur einem neuen Meristem.

Wurden junge apogame Höcker von dem ernährenden Prothallium losgetrennt und auf sterilisiertem Torf ausgelegt, so gingen sie in den meisten Fällen zugrunde; bei wenigen Ausnahmen entwickelte sich trotztem ein junger Sporophyt, jedoch von einfacherer Blattform, als die am Prothallium selbst entstandene. Es zeigt sich also auch hier, daß schlechte Ernährung merklich die Blattform beeinflussen kann. Außerdem lehrt der Versuch, daß bei der besser gegliederten Form, welche das am Prothallium sitzende Primärblatt erreicht, die Ernährung desselben durch das erstere, welche ja durch die Tracheiden noch bedeutend erleichtert wird, eine große Rolle spielt.

Die apogamen Höcker von Aspidium aculeatum var. cruciato polydactylum erreichen nicht den vierten Teil der Größe der Cystopteris-

Höcker; im Gegensatz zu jenen zeigen sie bei einem Querschnitt einige wenige Tracheiden, umgeben von unregelmäßigen Zellen, die nur mit sehr spärlichem Reservematerial angefüllt sind. Auf der Oberfläche stehen zahlreiche Drüsenhaare und junge Spreuschuppen.

Die ersten Blätter des Sporophyten zeigen wiederum noch nicht die charakteristischen Formmerkmale. Vom sechsten Blatt an treten sie aber durchweg auf und bleiben konstant. Rückschlagsbildungen oder andere Abweichungen von dem Typus der Mutterform treten nie auf. Nachdem die Pflanze einmal eingezogen hatte, glichen schon die ersten, im Frühjahr auftretenden Blätter der von Jones beschriebenen Stammform: Aspidium aculeatum var. cruciato polydactylum ist also eine echte Varietät.

Aspidium angulare forma grandidens Moore.

Die Bezeichnung dieses Farns ist heute noch keine ganz einheitliche; während Luerssen[1]) ihn als Aspidium lobatum anspricht, bezeichnet ihn Druery als Aspidium aculeatum und Lowe ebenso wie Moore als Aspidium angulare. Mit der von Lowe[2]) gegebenen Abbildung stimmt meine Pflanze nicht ganz überein. Im Gegensatz zu ihr zeichnet sich die Form in erster Linie durch die Reduktion der Seitenfiederchen zweiter Ordnung zu stumpfen Zähnen aus. Ferner durch eine mehrfach gabelige Verzweigung an der Spitze des Wedels und sämtlicher Seitenfiedern; es tritt also zu dem „grandidens"-Merkmal noch das charakteristische von „polydactylum". Die Bezeichnung „Aspidium angulare forma grandidens" behalte ich nur deshalb bei, weil ich den Farn unter dieser Bezeichnung im Münchener Botanischen Garten fand und es immerhin möglich, wenn auch nicht gerade wahrscheinlich ist, daß wir es mit einem mutierten Abkömmling jener englischen Form zu tun haben. Sehr charakteristisch für diesen Farn ist auch die stark lederartige Konsistenz seiner Wedel, die es ihm sogar ermöglicht, zu überwintern, ohne einzuziehen.

In normalen, sehr zahlreichen Sporangien, die aber immer nur auf einzelnen Wedeln des Stockes vorhanden sind, während eine große Anzahl anderer gleichaltriger Blätter steril bleiben, finden sich viele normal ausgebildete Sporen. Ihre Aussaat liefert Prothallien, die zunächst Antheridien und Archegonien hervorbringen. In den spärlich vorhandenen letzteren kommen wahrscheinlich Befruchtungen vor, als deren Erfolg Embryonen sich fanden. Die weitaus größere Mehrzahl

1) Luerssen, Chr., Die Farnpflanzen. Rabenhorst's Kryptogamenflora, pag. 330.

2) Lowe l. c., Bd. I, pag. 85.

der Prothallien erzeugte aber überhaupt keine Archegonien, dagegen zeigten sich nach kurzer Zeit in der Mediane des Prothalliums Tracheiden, zunächst vereinzelt, später in größerer Anzahl. Sie traten nur 1—2 mm hinter der Herzbucht auf und verliefen zu derselben hin. Merkwürdigerweise lagern diese Tracheiden nicht in einem mehrschichtigen Gewebepolster, sondern in einer einschichtigen Zellplatte, und waren, da sie sich durch geringere Dicke von den übrigen Zellen unterschieden, im Vergleich zu der Oberfläche der umgebenden Schicht etwas eingesenkt. Kurz nach Entstehung der Tracheiden begannen an einer weiter rückwärts gelegenen Stelle einige Zellen des Prothalliums ohne erkennbare Beziehung zu diesen Tracheiden oder zu Sexualorganen unregelmäßige Teilungen auszuführen, die wiederum die Entstehung eines apogamen Blatthöckers veranlaßten. Der weitere Verlauf der Entwicklung des Sporophyten war dann der gewöhnliche. Das Auftreten der Tracheiden in dem Prothallium weist schon auf eine Neigung zur Apogamie hin. Dafür beweisend scheint mir auch der Umstand, daß die wenigen Prothallien, welche wahrscheinlich sexuell ein Embryo entwickelten, keine Tracheiden aufwiesen und daß ferner alle Prothallien, welche Tracheiden hatten, früher oder später — man mochte die Kulturbedingungen so variieren, so sehr man wollte — apogame Höcker erzeugten.

Die Primärblätter der apogam und der aus Eizellen entstandenen Pflanzen zeigten keinerlei Unterschiede. Ebensowenig förderte die spätere Entwicklung der Pflanzen eine solche zutage.

Es dauerte außergewöhnlich lange, bis die charakteristischen Merkmale der Form an jungen Wedeln auftraten: frühestens beim siebenten Blatt zeigten sich reduzierte Seitenfiedern zweiter Ordnung, frühestens beim zehnten die Vielfingrigkeit, die merkwürdigerweise auch nicht zuerst an der Spitze, sondern an Seitenfiedern auftrat. Im weiteren Verlauf der Kultur erschienen zahlreiche Rückschlagsbildungen auf die Normalform von Aspidium angulare. Überhaupt waren die Blätter bedeutend zarter ausgebildet wie bei der Mutterpflanze und waren deshalb im Gegensatz zu letzterer weder im Freien noch im Warmhaus fähig, zu überwintern. Wir dürfen diesen Farn, wie aus dem Geschilderten hervorgeht, wohl nicht als gute Varietät ansprechen und wollen ihn deshalb als Aspidium angulare forma grandidens polydactyla bezeichnen.

Monströse Formen von Athyrium filix femina.

Hiermit wenden wir uns der Betrachtung einiger aus England stammender Formen von Athyrium filix femina zu und wollen konsta-

tieren, ob und inwieweit deren Merkmale erblich sind. Gelegentliche Nebenbeobachtungen, die ich bei den Kulturen machte, werde ich gleichfalls hier anführen.

Die Mehrzahl der mir zu Gebote stehenden Athyrien ließ eine Konstatierung ihrer Erblichkeitsverhältnisse gar nicht zu, da sie keine Sporen trugen. Als solche Formen erwähne ich die folgenden:

Athyrium filix femina f. acrocladon Clapham;
do. crispum Moore;
do. doodioides Lowe;
do. Elworthii Moore;
do. Frizelliae cristatum Lowe;
do. Pritchardii Stansfield;
do. Vernoniae Clapham;
do. Victoriae Moore.

Fertil dagegen und der Untersuchung infolgedessen zugänglich waren die Formen:

Athyrium filix femina f. corymbiferum Moore;
do. clarissimum Bolton;
do. multifidum Moore;
do. multifidum minus Moore;
do. multifidum Mapplebeckii Lowe;
do. purpureum Lowe;
do. laciniatum Moore;
do. Fieldiae Moore.

An dieser Stelle sei es mir vergönnt, Herrn Prof. Rosenstock in Gotha, welcher die große Freundlichkeit hatte, die von mir untersuchten Formen nachzubestimmen, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Athyrium filix femina var. corymbiferum Moore.

Das Charakteristikum dieser Form liegt in der büscheligen Gabelung an der Spitze des Hauptwedels und am Ende der Seitenfiedern. Dabei erfahren die unteren, äußeren Partien des Büschels ein stärkeres Wachstum als die inneren; so kommt es, daß schließlich die sämtlichen Spitzen der einzelnen Gabeläste in einer Ebene liegen (corymbus!). Die Art der Verzweigung ist deutlich aus der von Lowe[1]) gegebenen Abbildung ersichtlich. Die von Lowe erwähnte Rotfärbung der Rachis ist kein charakteristisches Merkmal dieser Form, sie tritt hie und da und dann nur am oberen Teile auf und zeigt sich durch verschiedene Ernährung stark beeinflußbar.

1) Lowe l. c., Bd. II, Taf. XXXVII.

Die Prothallien dieser Form erzeugen sehr spät erst Archegonien, nachdem die Antheridienbildung längst aufgehört hat. Sie zeigen dann abnorm kräftiges Wachstum, werden stark wellig, dick, dunkelgrün, füllen sich mit Reservestoffen und erreichen eine Länge bis zu 21 mm und eine nur wenig geringere Breite. Dabei tragen sie aber immer reichlich Archegonien. Das Mittelpolster, auf dem allein die letzteren standen, erreichte eine Dicke von fast 2 mm. Um eine Befruchtung herbeizuführen, zerschnitt ich eine Anzahl solcher Riesenprothallien; bald traten an diesen Stücken reichliche Adventivprothallien auf, die viele Antheridien erzeugten, und nun vollzog sich die Befruchtung in normaler Weise.

Interessant ist hier die bei sonst sexuell entstandenen Sporophyten nie beobachtete reiche Gliederung der ersten Blätter. Der Grund hierfür liegt offenbar in der mächtigen, an Reservestoffen reichen Ausbildung des Prothalliums, und es glückte auch leicht, hierfür den experimentellen Nachweis zu erbringen. Als ich nämlich ein eben befruchtetes Archegonium von dem größten Teil seines zugehörigen Prothalliums abschnitt, zeigte es sich, daß das entstandene Primärblatt das normale einfache Aussehen der gewöhnlichen ersten Athyriumblätter hatte.

Vom sechsten bis achten Blatt an begannen die charakteristischen Merkmale der Varietät aufzutreten, zunächst an der Spitze des Wedels, die Seitenfiedern folgten bei späteren Blättern nach. Schon im ersten Jahre der Kultur erreichte die Pflanze vollkommene Ähnlichkeit mit der Mutterpflanze: kein neues Merkmal trat hinzu, kein vorhandenes schlug zurück.

Athyrium filix femina var. corymbiferum Moore ist eine echte Varietät.

Athyrium filix femina var. clarissimum Bolton.

Die Lebensgeschichte dieses merwürdigen apogamen und aposporen Farnes ist durch die eingehenden Arbeiten von Farmer and Digby[1]) genugsam bekannt. An dieser Stelle will ich nur erwähnen, daß die Form in allen ihren morphologischen und biologischen Merkmalen erblich ist, daß sie also eine echte Varietät darstellt.

Erwähnenswert ist vielleicht die Tatsache, daß es nicht gelang, ausgelegte Primärblätter zur Bildung von Adventivknospen zu veranlassen, ebenso glückte es bei den wenigen Fällen, in denen das Vor-

1) Farmer and Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Farns. Annals of Botany 1907.

handensein von normalen Antheridien und Archegonien am Prothallium konstatiert wurde, nicht, eine Befruchtung durch Zusammenbringen verschiedener, Sexualorgane tragender Prothallien in einem wenig Wasser enthaltenden Glasröhrchen zu erzielen; eine Beobachtung, die sich gleichfalls mit denen von Farmer und Digby deckt.

Athyrium filix femina, var. multifidum, Moore.

Charakteristische Merkmale dieser Form sind: Verzweigungen in einer Ebene, Hauptwedel an der Spitze gegabelt, jeder der Gabeläste mehrfach verzweigt, desgleichen die Seitenfiederchen erster Ordnung. Die Lebensgeschichte ist eine vollständig normale. Sporen, Prothallien, Antheridien und Archegonien unterscheiden sich in nichts von dem gewöhnlichen Athyrium filix femina. Die ersten Primärblätter sind normal, vom fünften an tritt Dichotomie auf, und zwar an der Spitze; bei späteren Blättern auch an den mittleren Seitenfiedern, während der basale und der unmittelbar unter der apikalen Verzweigung liegende Teil bei allen Jugendblättern noch ungegabelt bleibt. Erst bei älteren, schon fertigen Wedeln tritt die Gabelung durchgehends auf beiden Seitenfiedern auf. Tragen die Pflanzen einmal Sporen, so sind sie von der Mutterpflanze nicht mehr zu unterscheiden, und unter 25 Exemplaren fand sich keine einzige Rückschlagsbildung. Auf Torf ausgelegte Primärblätter erzeugen keine Adventivknospen.

Die vollständige Erblichkeit seiner Merkmale stempelt Athyrium filix femina var. multifidum Moore zu einer echten Varietät.

Athyrium filix femina, f. multifidum minus, Moore.

Diese Form unterscheidet sich von der vorigen durch ihre geringe Größe und etwas zartere Ausbildung der Blattfläche. Bei der Kultur zeigte es sich jedoch, daß es gelang, durch gute Ernährung die aus Sporen gezogenen Pflanzen zu einer Größe zu erziehen, die hinter jener des vorher erwähnten Athyrium filix femina var. multifidum kaum zurückstand. Immerhin erwies es sich, daß eine Neigung zur Ausbildung einer kleineren Form bestand. Demnach scheinen wohl geringere Unterschiede im Idioplasma beider Formen vorhanden zu sein, aber das Merkmal der geringeren Größe tritt entschieden nur unter besonderen Bedingungen hervor. Wir können hier also nicht gut von einer besonderen Varietät sprechen.

Athyrium filix femina, f. multifidum Mapplebeckii, Lowe.

Das Sporenmaterial entstammt einer Pflanze, die im allgemeinen Habitus der Lowe'schen Abbildung [1]) entspricht. Allein der eine Wedel,

1) Lowe l. c., Bd. II, pag. 19.

der die Sporen zur Aussaat lieferte, trug an der Basis zwei Fiederpaare, bei denen jeweils das obere, erste Seitenfiederchen zweiter Ordnung eine etwas stärkere Ausbildung erfahren hatte.

Die entstandenen jungen Pflanzen reproduzierten im ersten Jahre ihrer Entwicklung größtenteils das allgemeine „multifidum"-Merkmal, nur waren ihre Seitenfiederchen breiter und gedrungener, die Gabelungen kürzer und spärlicher. Nach einmaliger Überwinterung jedoch zeigten sich unter 24 Pflanzen folgende drei Typen:

1. Zwei Exemplare waren vollständig zurückgeschlagen auf die Stammform Athyrium filix femina: ein einziger gegabelter Wedel fand sich bei der einen Pflanze unter neun normalen. Ein drittes Exemplar dagegen wies neben sechs zurückgeschlagenen fünf „multifidum"-Wedel auf.

2. 14 Exemplare produzierten Wedel, die nicht von den gleichzeitig kultivierten Athyrium filix femina var. multifidum Moore zu unterscheiden waren.

3. Die übrigen sieben Pflanzen endlich glichen alle mehr oder minder genau dem Wedel der Mutterform. Sie wiesen sämtlich neben dem „multifidum"-Merkmal an der Basis zwei bis vier Fiederpaare auf, bei denen jeweils die erste, obere Seitenfieder zweiter Ordnung die erwähnte starke Vergrößerung erfahren hatte. Häufig wurde dabei die zugehörige Seidenfieder erster Ordnung nach abwärts gedrängt, so daß diese Wedel an der Basis sich dem „cruciatum"-Typus näherten, wie er bei der später zu erwähnenden forma Fieldiae Moore zur charakteristischen Ausbildung gelangt. Bei ganz jungen Wedeln, die noch nicht dieses Merkmal trugen, machte ich den Versuch, durch Abwärtsbiegen einer ganzen Seitenfieder erster Ordnung die Vergrößerung der zugehörigen ersten Seitenfieder zweiter Ordnung künstlich herbeizuführen. Allein der Versuch blieb resultatlos. Ausgelegte Primärblätter zur Knospenbildung zu veranlassen, gelang auch nicht.

Über die Lebensgeschichte dieser Form ist nichts zu sagen; sie entspricht ganz der allgemeinen Norm. Es ist anzunehmen, daß Athyrium filix femina var. multifidum Mapplebeckii eine echte Varietät ist.

Allerdings scheint sie hybridogenen Ursprungs zu sein. Vielleicht haben wir einen Bastard Athyrium filix femina var. multifidum mit einer der von Druery erwähnten, „cruciatum"-Formen vor uns.

Athyrium filix femina, var. laciniatum, Moore.

Das Exemplar, von dem die Sporen stammen, entspricht der von Lowe[1]) gegebenen Abbildung. Charakteristisch ist die Verkürzung

1) Lowe l. c., Bd. II, Taf. XXXIX.

der Seitenfiederchen zweiter Ordnung. Dieselben erreichen nur eine Länge von 2,5—3 mm, sind an der Basis stark verbreitert und tragen daselbst meist nur einen großen Sorus. Vorne sind die Fiederchen zweiter Ordnung nicht spitz, sondern ziemlich breit, aber stark gezackt. Sporangien und Sporen sind normal. Die aus letzteren hervorgehenden Prothallien bringen entweder durch Befruchtung Sporophyten hervor oder sie gehen in ein Wachstum über, das schließlich eine ähnliche Erscheinung wie den von Lang[1]) beschriebenen „Cylindrical process" herbeiführte. Der Vorgang dabei war folgender: Das Meristem der Herzbucht führte zunächst einige Teilungen aus, die eine kleine Vorwölbung des mittleren Teiles bewirkten. Gleichzeitig starb rechts und links davon je eine kleine Zellgruppe ab, so daß jetzt die Verbindung des Meristems mit den beiden Flügeln des Prothalliums abgeschnitten war. Das weitere Wachstum betraf infolgedessen nur die Mittelpartie, die sich jetzt auch stärker verdickte. Auf diesem Polster saßen in der Regel zahlreich Archegonien, doch gab es welche, die ganz frei von Sexualorganen waren; Haarbildungen konnte ich nie auf ihnen beobachten. Gerade das Fehlen dieser letzteren ließ es vornherein trotz einer gewissen äußeren Ähnlichkeit mit ausgewachsenen apogamen Höckern nicht als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß wir es hier mit solchen zu tun hätten, wogegen auch das recht häufige Vorkommen von Archegonien auf ihnen entschieden gesprochen hätte. Ein Schnitt durch solch einen „zylinderischen Fortsatz" zeigte ihn aus Zellen zusammengesetzt, die nur durch etwas geringere Größe sich von den gewöhnlichen Prothallienzellen unterschieden. Der Gehalt an Stärke war vermehrt, Tracheiden nie vorhanden. Überließ man diese Prothallien ihrem Schicksal, so setzten sie das zylindrische Wachstum langsam fort; noch heute, zwei Jahre nach der Sporenaussaat, besitze ich einige solcher Prothallien mit zylindrischen Fortsätzen, deren längster $5^1/_2$ mm lang war und Archegonien trägt. Wurde solch ein Fortsatz zerschnitten und die Stücke ausgelegt, so entstanden an ihnen rasch Adventivprothallien mit Antheridien. Die ausgeschlüpften Spermatozoiden befruchteten entweder ein Archegonium des „process" oder die Adventivprothallien entwickelten selbst normale Archegonien, die in der Folge befruchtet wurden. Auch unter den Adventivprothallien befanden sich wieder solche, die später wie der zylindrische Fortsätze entwickelten und sich den obigen analog verhielten. Nie aber wurde beobachtet,

1) Lang, An Apogamy and the Development of Sporangia upon Farn-Prothalli. London 1898.

daß solch ein Fortsatz apogam einen Sporophyten erzeugt hätte. Schon am dritten Primärblatt zeigten sich die Fiedern charakteristisch für „laciniatum" ausgebildet, und unter den 30 kultivierten Pflanzen fand sich in der Folge nie eine Rückschlagsbildung. Bei zwei ausgelegten Primärblättern gelang es, achselständige Knospen zu erzeugen, und die so entstandenen Pflanzen unterschieden sich nicht von den sexuell entstandenen.

Von allen untersuchten Athyriumformen vererbt die eben behandelte ihre Merkmale am reinsten: Athyrium filix femina var. laciniatum ist eine echte Varietät.

Athyrium filix femina, var. purpureum, Lowe.

Das einzige Merkmal dieser Form ist die rotgefärbte Rhachis. Eigentümlicherweise trat diese Rotfärbung im ersten Jahre an keiner aus Sporen gezogenen Pflanze auf. Auch bei den ersten nach der Überwinterung entstandenen Blättern blieb die Spindel grün, aber vom vierten bis sechsten Blatt ab trat im zweiten Jahre die Rotfärbung durchgehends zutage und erhielt sich trotz verschiedener Kulturbedingungen.

Fragen wir uns, woher es kommen mag, daß die Rotfärbung der Rachis noch nicht bei dem ersten, sondern erst bei den späteren Wedeln auftritt, so ist die Antwort wohl darin zu suchen, daß der rote Farbstoff wahrscheinlich ein Produkt kräftiger Assimilation ist, zu dessen Erzeugung die ersten Wedel, die ja immer unter ungünstigeren Bedingungen ihr Leben fristen, als die späteren, noch nicht die nötigen Stoffe assimiliert haben. Vermutlich gehört der rote Farbstoff in die Anthocyangruppe; nach Overton's[1]) Ansicht steht ja das Auftreten von rotem Farbstoff im Zellsaft in enger Beziehung zu dessen Zuckergehalt. Nun ist es wohl denkbar, daß die während des ersten Winters im Rhizom angehäufte Stärke bei beginnender Blattentwicklung im Frühjahr verzuckert wird und so zur Rotfärbung der Rachis Anlaß gibt. Immerhin muß die Fähigkeit zur Anthocyanbildung dem Idioplasma dieser Form eingeprägt sein, denn sie trat bei allen Pflanzen in gleicher Weise auf.

Wir können auch hier wieder von einer echten Varietät sprechen.

Athyrium filix femina var. Fieldiae Moore.

Die Lowe'sche[2]) Abbildung gibt ein ziemlich getreues Bild der Fiedern des Wedels, von dem das Aussaatmaterial stammte. Das charakteristische Aussehen ist dadurch zustande gekommen, daß sich

1) Overton, Jahrb. f. wissensch. Botanik 1899, Bd. XXXIII.
2) Lowe l. c., Bd. II, Fig. 342.

jeweils die erste obere Seitenfieder zweiter Ordnung zur vollen Größe der zugehörigen Seitenfieder erster Ordnung entwickelt hat, wobei letztere gleichzeitig nach unten gedrängt wurde. Die beiden, nun in einem rechten Winkel voneinander abstehenden Fiedern erreichen keine sehr große Länge; selten kommen Größen über 3 cm vor, und es ist immer nur die erste Seitenfieder zweiter Ordnung, die zu solcher Länge heranwächst; die übrigen sind im Vergleich zum normalen Athyrium filix femina verkürzt, etwas verbreitert, die Zähne stumpfer und weniger tief eingeschnitten.

Fig. 43. Athyrium filix femina var. Fieldiae Moore': die verschiedenen Ausbildungsformen des Wedels.

Nur durch eine kleine, zunächst scheinbar recht unbedeutende Abweichung unterschied sich meine Pflanze von der Lowe'schen Abbildung. Die Enden mancher Fiedern zeigten nämlich eine ganz schwache Gabelung, auch der Apex zeigte Ansätze zur Verzweigung.

Bei den aus Sporen gezogenen Pflanzen trat nun eine derartige Reichhaltigkeit der Veränderung zutage, wie sie nur durch die Abbildung (Fig. 43) gezeigt werden kann. Die sämtlichen hier photographierten Wedel traten jeweils an einem einzigen Stock auf. Da finden sich nebeneinander die Merkmale von „multifidum", „corymbiferum", „cruciatum" und „Fieldiae" selbst, einzeln und in Kombinationen miteinander. Diese große Variabilität der Form hängt aber nicht etwa zusammen mit besonders günstiger Ernährung; dafür ist beweisend, daß auch auf sterilen Flußsand gepflanzte Exemplare die gleiche Mannigfaltigkeit zeigten; auch ist es ohne Einfluß, ob die Pflanzen im Freien oder im Gewächshause, in dunklem oder hellem Licht kultiviert werden. Äußere Faktoren sind es also nicht, die diese Organisation beeinflussen, und die bestmögliche Erklärung dafür scheint mir die zu sein, daß wir in der Mutterpflanze nicht eine Varietät, sondern einen multiplen Bastard verschiedener Athyrium-Varietäten vor uns haben.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Cystopteris fragilis f. polyapogama entwickelt Prothallien, welche die Fähigkeit zur Entwicklung von Sporophyten aus Eizellen und auf apogamen Wege nacheinander, im Einzellfalle sogar nebeneinander aufweisen.

2. Die Frage, ob Asplenium germanicum ein Bastard zweier rezenter Formen sei, ist noch nicht geklärt, jedoch wurde durch Kreuzung von Asplenium septentrionale (weiblich) und Asplenium Ruta muraria (männlich) eine Pflanze erzielt, welche dem Aspleninm germanicum näher steht, als irgend ein anderer bis jetzt bekannter Farn.

3. Einige Farnformen, von denen es bis heute noch nicht bekannt war, haben sich als apogam herausgestellt: die verschiedenen, aus England stammenden Formen von Athyrium filix femina sind teilweise erblich, teilweise zeigen sie Rückschlagsbildungen: durch künstliche Eingriffe Gabelungen hervorzurufen, gelang nicht, spontan aufgetretene sind nicht erblich.

Die Arbeit wurde ausgeführt in den Jahren 1907/1909 im Kgl. Pflanzenphysiologischen Institut München.

Es sei mir auch an dieser Stelle vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Professor Dr. von Goebel, unter dessen Leitung die vorliegenden Untersuchungen ausgeführt wurden, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das stete Wohlwollen, das er mir dabei entgegenbrachte und für seine immerwährende Unterstützung mit Rat und Tat.

München, im Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Zeitung 1878.

Digby, On the Cytology of Apogamy and Apospory. II. Preliminary Note on Apospory. Proc. Royal Soc. London, Vol. XLVI, 1905.

Druery, J., A resumé of fern-phenomena discovered in the 19th. century. Gard. Chron., 3. ser., Vol. XXIX.

Ders., Choice British Ferns: Their Varieties and Culture. London 1888.

Farlow, W. G., An Asexual Growth from the Prothallus of Pteris cretica. 1874. Quarterly journal of microsc. Science, Vol. XIV.

Farmer, Moore and Digby, On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. Proc. Royal Soc. London, Vol. LXXI, 1905.

Farmer and Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Annals of Botany, Vol. XXI.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Ders., Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1906.

v. Heufler, L., Asplenii species Europeae. Verhandl. der Zoolog.-Botan. Ges., Wien 1856.

Johannsen, K., Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. Jena 1908.

Kegel, W., Über den Einfluß von Chloroform und Äther auf die Assimilation von Elodea. Diss., Göttingen 1905.

Lang, W., On Apogamy and the Development of Sporangia upon Fern-Prothalli. London 1898.

Bower, F. O., On Apospory and allied Phenomena. Transactions of the Linnean Society, London 1886, pag. 301 ff.

Lotsy, J. P., Die X-Generation und die 2 X-Generation. Biol. Zentralbl., 25.

Lowe, E. J., Our Native Ferns, London.

Ders., Fern Growing, London 1895.

Luerssen Chr, Die Farnpflanzen Deutschlands. Rabenhorst's Kryptogamenflora, Leipzig 1890.

Meyer und Schmidt, Flora des Fichtelgebirges.

Milde, J., Die höheren Sporenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Möhring, W., Über die Verzweigung der Farnwedel. Diss., Berlin 1887.

Moore, Ph., Nature Printed British Ferns, London 1859.

Murbeck, Sv., Tvenne Asplenier, deras affiniteter och genesis, 1892.

Sadebeck, Pteridophyten. In Engler-Prantl, I, 4.

de Vries, H., Die Mutationstheorie, 1903.

Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena. (Daselbst auch ein vollständiges Verzeichnis aller einschlägigen Literatur.)

Woronin, H., Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, Bd. 98.

Yamanouchi, Sh., Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette, 44.

Lebenslauf.

Am 28. Mai 1885 wurde ich zu Fürth in Bayern als Sohn des Fabrikbesitzers Leopold Heilbronn geboren. In meiner Vaterstadt besuchte ich das humanistische Gymnasium bis zur sechsten Klasse, trat alsdann in das Nürnberger Realgymnasium ein, welches ich im Jahre 1904 absolvierte. Hierauf inskribierte ich mich an der Königl. Techn. Hochschule zu München, um mich der Elektrotechnik zu widmen. Nach einem Semester jedoch verließ ich die Technische Hochschule wieder, immatrikulierte mich an der Münchener Universität und machte die Naturwissenschaften zum Inhalt meiner Studien.

Alfred Heilbronn.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.